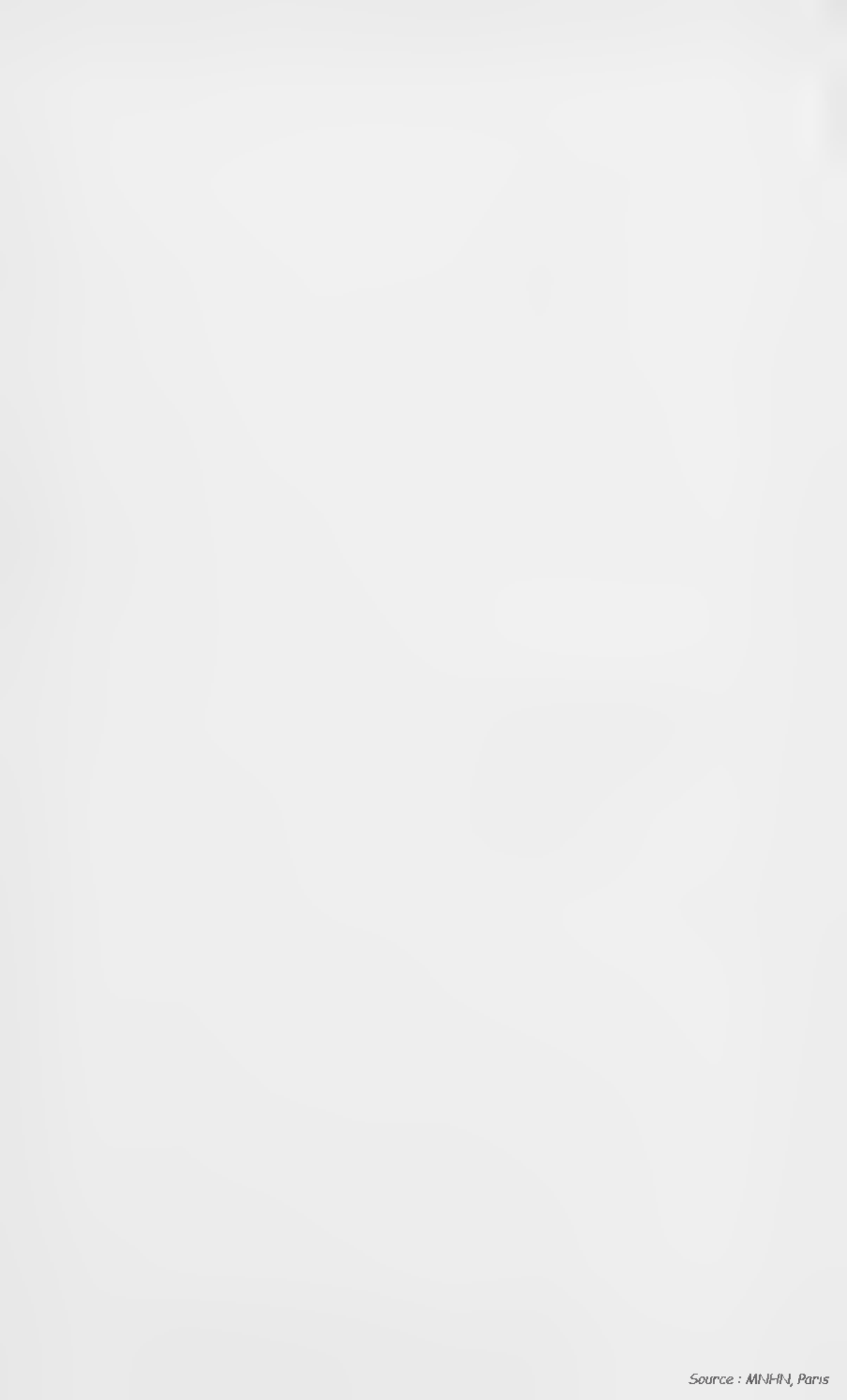
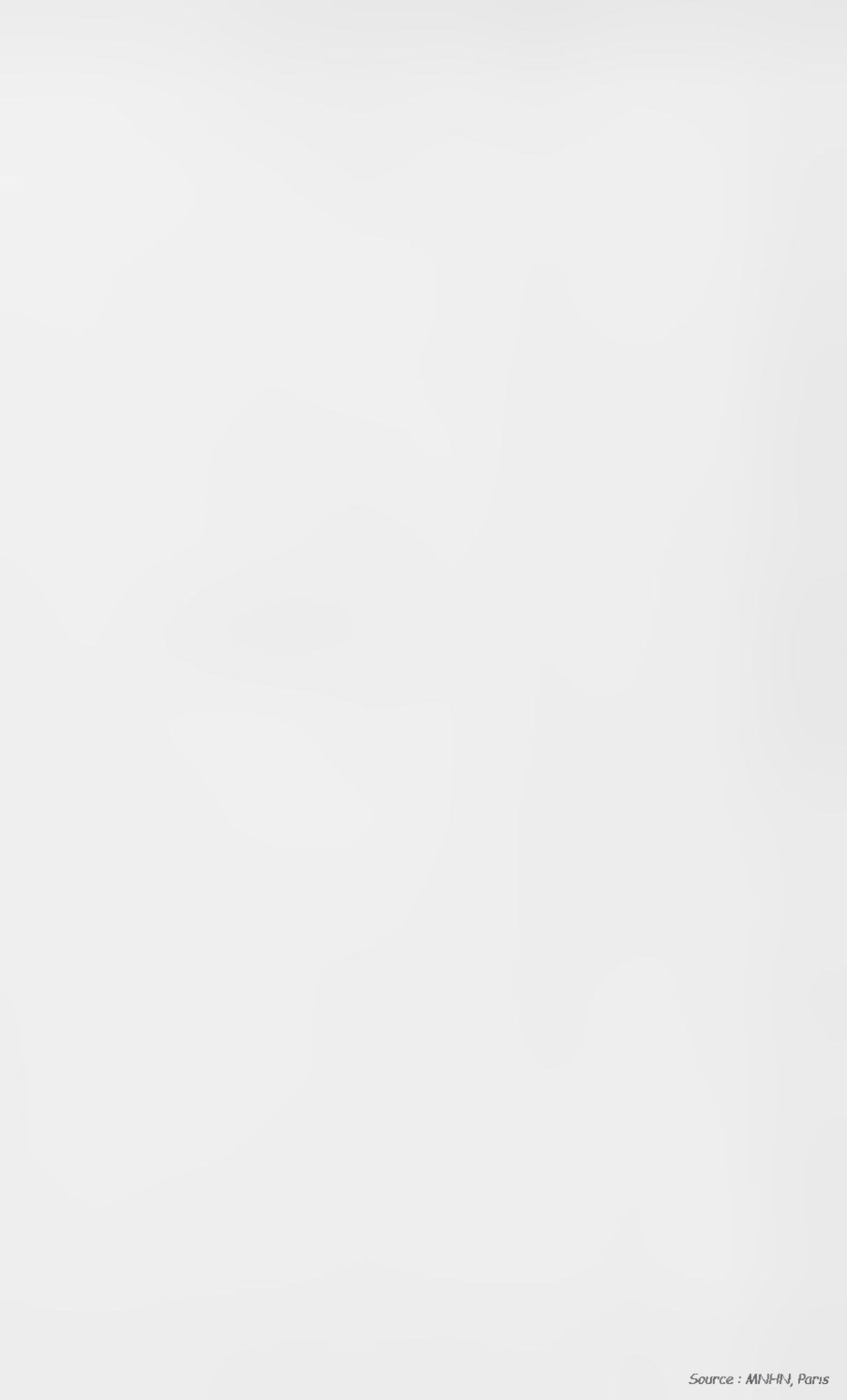
P. 260 c1

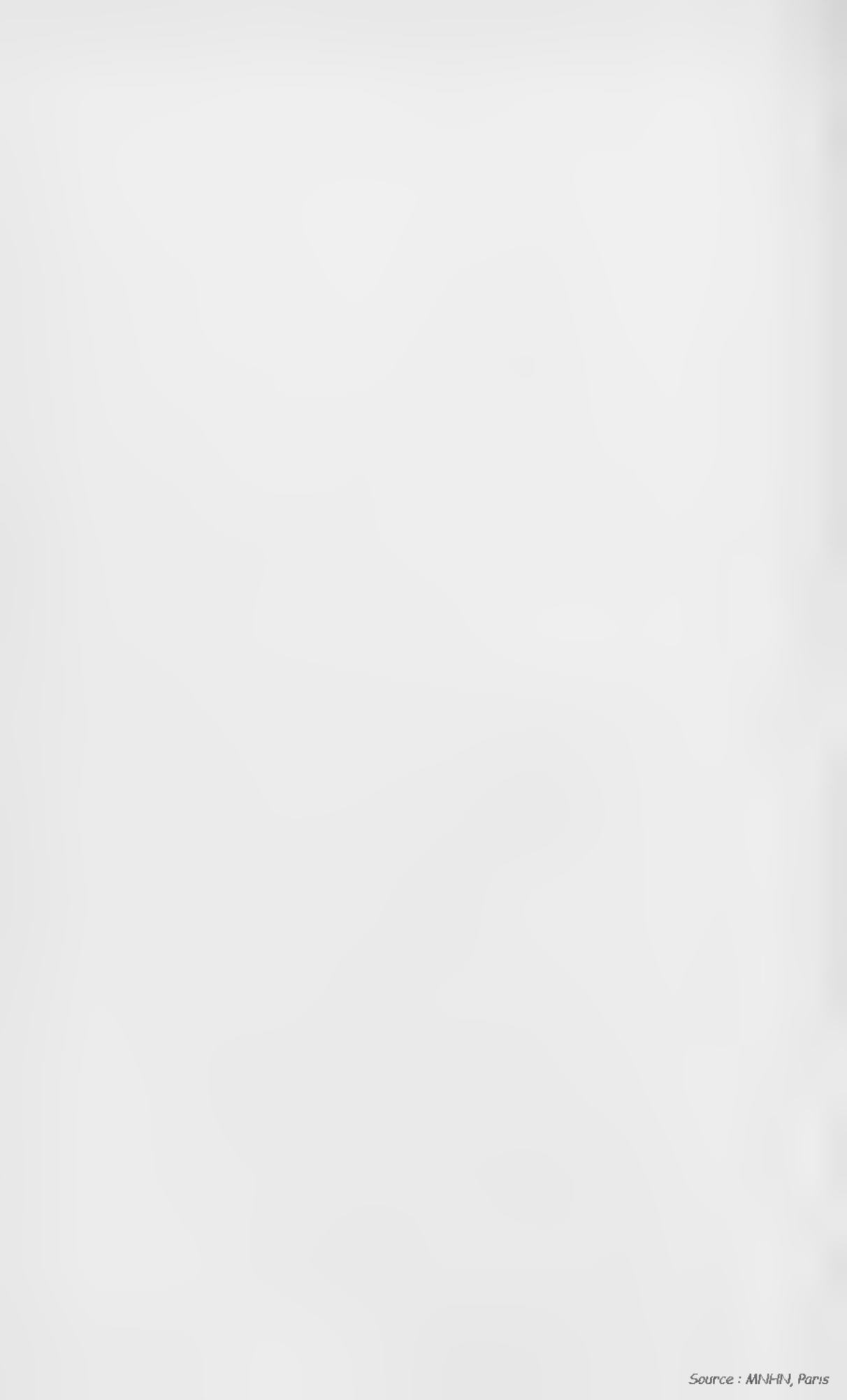
Source : MNHN, Paris



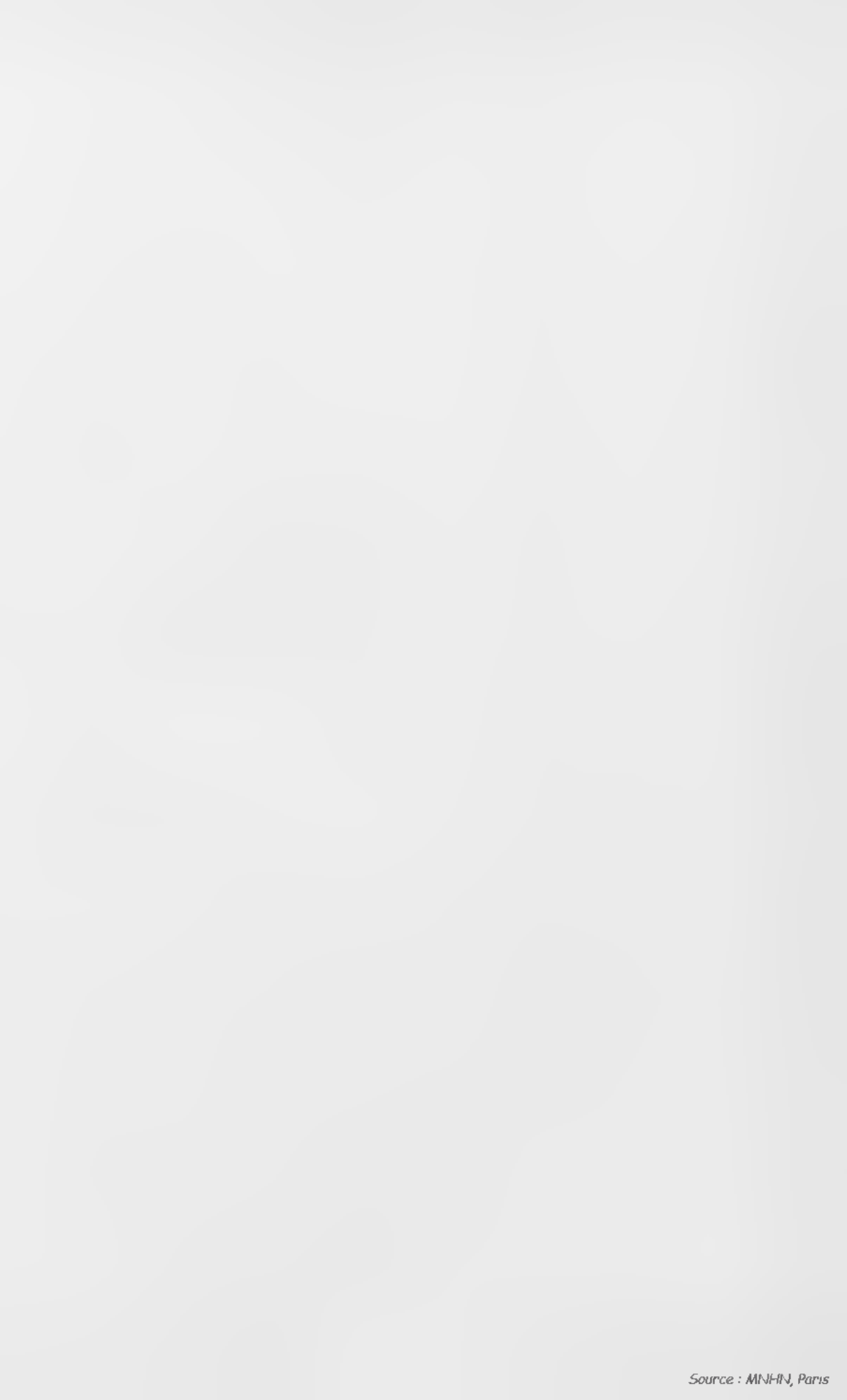
Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

2° ex. Pr 260 C-1

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME LI

FASCICULE UNIQUE

Claude COMBES

BIOLOGIE, ÉCOLOGIE DES CYCLES ET BIOGÉOGRAPHIE DE DIGÈNES ET MONOGÈNES D'AMPHIBIENS DANS L'EST DES PYRÉNÉES

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V°)

1968

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

7 584024 6.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

L 260 c1

MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME LI

FASCICULE UNIQUE

PARIS

ÉDITIONS DU MUSÉUM

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1968

BIBL. OU

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Série A, Tome LI, Fasc. unique

BIOLOGIE, ÉCOLOGIE DES CYCLES ET BIOGÉOGRAPHIE DE DIGÈNES ET MONOGÈNES D'AMPHIBIENS DANS L'EST DES PYRÉNÉES

par

Claude COMBES

SOMMAIRE

Pages

Avant-propos 2

Introduction 4

Première partie. — MATÉRIEL ET MÉTHODES 5

Deuxième partie. — BIOLOGIE ET COMPORTEMENT DES HOTES :

Chapitre I. — *Rana temporaria* L. 13

Chapitre II. — *Pelobates cultripes* (Cuv.) 20

Chapitre III. — *Hyla meridionalis* Boettg. 23

Troisième partie. — DIGENEA :

Chapitre I. — Description des espèces 25

Chapitre II. — Cycles biologiques 38

Chapitre III. — Écologie des cycles 63

Quatrième partie. — MONOGENEA :

Chapitre I. — Description des espèces 97

Chapitre II. — Cycles biologiques 104

Chapitre III. — Écologie des cycles 130

Cinquième partie. — BIOGÉOGRAPHIE COMPARÉE :

Chapitre I. — Caractéristiques épidémiologiques des stations 173

Chapitre II. — Rapports entre la parasitofaune et les ensembles bio-climatiques 178

Conclusion 179

Bibliographie 183

Table des matières 193

7 564624 6. I A

BIBL DU MUSEUM D'HIST.

Source : MNHN, Paris

AVANT-PROPOS

C'est un devoir très agréable pour nous d'exprimer notre profonde gratitude à notre Directeur de Thèse, M. le professeur Louis EUZET, *qui est à l'origine des idées maîtresses exprimées dans ce travail. Que ce soit au laboratoire ou sur le terrain, il a guidé nos recherches de très près, nous initiant aux méthodes de la parasitologie, effectuant plusieurs séjours dans les montagnes pyrénéennes. Nous l'assurons de notre respectueuse reconnaissance et souhaitons vivement continuer à bénéficier de ses critiques comme de ses conseils.*

*Nous prions M*lle *le professeur O.* TUZET, *de la Faculté des sciences de Montpellier, d'accepter nos remerciements les plus sincères pour avoir bien voulu présider le jury de notre thèse, après avoir pris une part importante dans notre formation scientifique, depuis les premiers jours de nos études supérieures à Montpellier.*

M. le professeur L. GALLIEN, *membre de l'Institut, naus a conseillé dans les problèmes touchant à la biologie des Monogènes et nous a fait l'honneur de bien vouloir juger ce travail. Nous lui exprimons notre vive reconnaissance et le prions d'accepter le témoignage de notre haute considération.*

M. le professeur J. G. BAER, *de l'Université de Neuchâtel, a suivi et encouragé les progrès de nos recherches, nous aidant à résoudre les problèmes posés par les cycles biologiques des Digènes. Nous sommes très sensible à sa présence dans notre jury et le prions de croire à l'expression de notre profond respect.*

M. le professeur J. A. RIOUX, *de la Faculté de médecine de Montpellier, au cours de conversations passionnées sur le terrain même de nos prospections, nous a fait découvrir de nombreux ospects de l'Écologie et nous a communiqué beaucoup d'idées que nous avons essayé de mettre en pratique. Nous lui exprimons nos vifs remerciements pour avoir bien voulu participer à notre jury.*

Nous sommes très reconnaissant envers M. le professeur R.-Ph. DOLLFUS, *du Muséum national d'histoire naturelle, qui n'a jamais ménagé son temps pour nous apporter, par sa très grande expérience de l'Helminthologie, une aide infiniment précieuse.*

Nous remercions M. le professeur A. G. CHABAUD, *directeur au Muséum national d'histoire naturelle, qui nous a accueilli avec une extrême amabilité dans son laboratoire, chaque fois que nos recherches nous ont conduit à accomplir à Paris, une part de notre travail.*

Nous prions MM. les professeurs J. A. TIMON-DAVID, *de l'Université de Marseille, K.* ODENING, *de l'Université de Berlin, E.* LEES, *de l'Université de Bradford, G.* POLJANSKY, *de l'Université de Leningrad, d'accepter nos remerciements pour l'aide qu'ils nous ont apportée en différentes occasions.*

Dans le domaine de la connaissance des Amphibiens, nous avons trouvé auprès de notre ami L. Ph. KNOEPFFLER, *maître de recherches au C.N.R.S., la solution de nos difficultés. En outre, les récoltes helminthologiques exceptionnellement intéressantes qu'il a effectuées au cours de missions en Corse et en Afrique sont à l'origine d'enrichissements très importants pour notre travail. Nous le remercions très vivement.*

Source : MNHN, Paris

Nous sommes très reconnaissant envers M. J. G. KUIPER, *sous-directeur de l'Institut néerlandais de Paris, qui a bien voulu déterminer toutes nos récoltes de Mollusques Lamellibranches et envers M. le professeur A.* FRANC, *de la Faculté des sciences de Paris, qui a vérifié nos déterminations de Mollusques Gastéropodes.*

*Nous exprimons nos remerciements à M*me *le professeur C.* DUBOUL-RAZAVET *qui nous a aidé pour les analyses d'eau, à M. le docteur* LAGARDE, *qui nous a guidé dans le choix des antibiotiques; à notre ami Y.* COINEAU, *qui nous a conseillé en matière de dessin scientifique, à M. et M*me JOURDANE *qui, pendant trois années, nous ont permis de transformer en un laboratoire complet, une partie de leur maison d'Estavar, à M.* CALLEGARI, *qui nous a conduit dans des stations intéressantes de l'Aude, à M.* BABOT, *dont la connaissance des vallées d'Andorre nous a été très utile.*

Nous remercions également M. BENE, *président du Conseil général de l'Hérault, qui nous a permis de travailler dans le domaine départemental du Château d'O, et M.* QUINTIN, *directeur de la Protection civile des Pyrénées-Orientales, qui a facilité l'étude biologique de la Haute-Vallée de Carença, grâce au transport du matériel scientifique par hélicoptère.*

C'est enfin une dette toute particulière que nous avons contractée envers nos amis André BAUDIÈRE, *maître-assistant au C.S.U., René* GRAU, *Joseph* JOURDANE, *Louis* GIRONELL *qui nous ont si souvent accompagné sur le terrain, que ce soit au cours de nos prospections dans la montagne ou de nos chasses de nuit près du littoral. A ces amis, à ceux qui nous ont accompagné moins régulièrement mais avec la même spontanéité, à tous ceux qui nous ont aidé à quelque stade que ce soit de la réalisation de ce travail, nous exprimons notre très vive et très sincère gratitude.*

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Notre but initial a été d'étudier, dans le département des Pyrénées-Orientales aux aspects très variés, la distribution géographique des Digènes et Monogènes d'Amphibiens et de tenter d'expliquer, par l'étude expérimentale et écologique de leurs cycles, les caractéristiques de cette distribution.

A la suite de recherches préliminaires sur diverses populations d'Amphibiens, le problème le plus intéressant s'est révélé être celui des populations de *Rana temporaria* L., dans les rapports de leurs parasites avec le milieu. Certains traits de la biologie du Monogène *Polystoma integerrimum* (Fröhl.) se révélant nouveaux, nous avons été amené à étudier les Polystomes de *Pelobates cultripes* (Cuv.) et *Hyla meridionalis* Boettg., dans le but d'effectuer des comparaisons sur la biologie et l'écologie de ces Helminthes.

C'est donc sur ces trois Amphibiens que nous avons fait porter l'ensemble de nos recherches. Au cours de celles-ci, nous avons élargi le cadre de notre prospection à toute la région orientale de la chaîne pyrénéenne et à une fraction du Languedoc-Roussillon.

Nous présentons les résultats de ce travail en cinq parties.

Dans la première partie, concernant le matériel et les méthodes, nous décrivons succinctement les stations prospectées et les techniques utilisées.

La deuxième partie a pour objet les traits essentiels ou nouveaux touchant à la biologie et au comportement des hôtes définitifs, c'est-à-dire des trois espèces d'Amphibiens.

Dans la troisième partie est abordée l'étude des problèmes relatifs aux Digènes. Nous décrivons chaque espèce, puis nous exposons le résultat de nos recherches sur les cycles expérimentaux, en majorité non connus, et sur le déroulement de ces cycles dans l'est des Pyrénées.

La quatrième partie traite des problèmes relatifs aux cycles biologiques et à l'écologie des Monogènes, suivant un plan semblable à celui des Digènes. Le problème de la néoténie chez les Polystomes occupe une place importante dans ces recherches.

La cinquième partie est un essai de synthèse biogéographique, ayant pour but de mettre en évidence des corrélations entre les aires de distribution des Helminthes et les caractéristiques du milieu, d'après l'ensemble des résultats obtenus.

Dans cette science au développement tout récent qu'est l'écologie parasitaire, nous avons essayé, tout au long de ces recherches, de réaliser un équilibre entre la description des formes et la relation des phénomènes, entre la recherche expérimentale et l'observation sur le terrain.

Source : MNHN, Paris

PREMIÈRE PARTIE

MATÉRIEL ET MÉTHODES

STATIONS PROSPECTÉES

Nous avons effectué nos recherches dans la partie orientale des Pyrénées et les régions voisines, depuis la frontière occidentale de la Principauté d'Andorre jusqu'à la Méditerranée.

Pour l'étude de *R. temporaria*, espèce de montagne, nous avons prospecté la chaîne sur ses versants français et espagnol et pour l'étude de *P. cultripes* et *H. meridionalis*, espèces de plaine, nous avons fait nos observations dans l'ensemble du Languedoc-Roussillon et l'extrême Nord-Est de la Catalogne espagnole.

La carte n° 1 indique le cadre géographique de notre travail et les limites des régions figurées avec plus de précision sur les cartes n^{os} 2 à 9.

La partie la plus importante de notre étude a pour cadre la Cerdagne et les régions voisines (Capcir, Conflent, Haute-Ariège, Andorre). La Cerdagne et le Capcir sont des plateaux élevés, d'altitude comprise entre 1.000 et 1.600 mètres, cernés par une série de massifs montagneux, dont le principal est celui du Carlit (2.921 m). Les massifs sont entaillés par de profondes vallées : Ariège (versant Atlantique), Aude et Têt (versant méditerranéen français), Valira del Orient et Sègre (versant méditerranéen espagnol). Au cœur des massifs montagneux, les vallées gardent, sous forme de moraines ou de verrous, la trace des anciens glaciers, et les étangs sont nombreux jusqu'à des altitudes de près de 2.500 mètres.

On pourra lire des renseignements détaillés :

— sur la géographie physique, dans Sorre (1913) et Birot (1937);

— sur la géologie, dans Casteras (1933) et Cavet (1959);

— sur la climatologie, dans Gaussen (1934 *a*) et dans les « Annales climatologiques des Pyrénées-Orientales » (1945 à 1966);

— sur la végétation, dans Gaussen (1926, 1934 *b*) et Braun-Blanquet (1948);

— sur le peuplement animal, dans la « Faune terrestre des Pyrénées-Orientales » (suppléments à la revue *Vie et Milieu*).

Il faut aussi rappeler qu'une « Histoire naturelle du département des Pyrénées-Orientales » a été écrite par Companyo (1861-1864). Enfin, une grande partie des lacs et des vallées que nous avons prospectés sont décrits, avec plans et itinéraires détaillés d'excursions, dans Gaurier (1934).

Les Amphibiens ont été étudiés ou récoltés dans une série de stations, réunissant des conditions aussi variées que possible sur le plan géographique et sur le plan écologique.

Chaque station représente une surface spatialement définie dans laquelle une population d'Amphibiens est considérée comme bénéficiant de conditions de milieu uniformes. Cette définition n'exclut pas pour autant l'existence et l'étude de micro-milieux différents à l'intérieur d'une même station, micro-milieux qui trouvent leur importance dans le déroulement des cycles parasitaires. En valeur absolue, le périmètre d'une station varie selon les cas de quelques centaines de mètres à quelques kilomètres.

Une station peut être représentée par :

— un étang, avec éventuellement les parties les plus voisines des ruisseaux ou torrents qui s'y jettent ou s'en échappent, ainsi que les pozzines voisines;

— un ensemble d'étangs trop voisins pour être distingués sur le plan de l'écologie des Amphibiens;

— une vallée ou une fraction importante de vallée;

Source : MNHN, Paris

— un ruisseau ou un ensemble de ruisseaux situés par exemple autour d'un village ou d'un lieu-dit;
— un canal d'arrosage;
— une mare de type classique.

Parmi les termes employés ci-dessus, deux — étang et pozzine — doivent être définis.

Nous employons le mot « étang » pour toutes les étendues d'eau naturelles, dans le sens adopté par DUSSART (1966). Cela nous conduit à éliminer le mot « lac », l'emploi des deux termes nous paraissant une source possible de confusion dans notre région. Lorsqu'un petit étang est désigné dans le pays sous le nom local d' « estanyol », nous avons conservé ce terme qui donne une indication très sommaire de dimension. Pour l'une de nos stations, nous avons utilisé le terme également local de « gour », synonyme d'estanyol. Pour les étendues d'eau artificielles, nous avons employé les mots « réservoir » ou « retenue », le second s'appliquant à un volume d'eau de faible importance.

Le terme de pozzine est utilisé pour désigner les petites mares à bords abrupts qui sont fréquentes au voisinage des étangs pyrénéens ou dans les parties atterries des vallées (1). Elles n'ont pas d'alimentation visible et sont relativement profondes (20 à 50 cm); leur fond est vaseux et l'eau fortement acide (pH ≃ 5,5). Ces pozzines, situées dans des zones tourbeuses, et souvent entourées de Sphaignes, ont une forme allongée, parfois contournée, et des dimensions restreintes (3 à 10 m sur 0,50 à 2 m). Certaines d'entre elles peuvent s'assécher vers le milieu de l'été et montrent alors leur sol craquelé. Celles qui subsistent toute l'année peuvent avoir une végétation pauvre de *Sparganium*. La planche 7 (en bas) montre une pozzine typique.

Dans la plupart des cas, nous n'avons tenu compte que des stations où nous avons pu faire des prélèvements suffisants (minimum : 30) dans les populations d'Amphibiens. Dans quelques cas cependant, nous avons tenu compte de stations où nous n'avons capturé qu'un petit nombre d'Amphibiens, mais dans lesquelles nous avons, ou bien étudié un phénomène particulier, ou bien observé la présence qualitativement importante d'un parasite.

Nous donnons un bref résumé des caractéristiques des stations d'étude de chacun de nos Amphibiens.

1. Stations d'étude de *Rana temporaria* :

Ces stations, vu leur nombre, ont été numérotées. Elles sont indiquées par leur nom et leur numéro sur la carte n° 9, à l'exception des stations **42** et **59**, indiquées sur la carte n° 1. Les cartes sont placées en fin de volume.

Le tableau I indique l'ensemble des stations avec leur altitude *moyenne*. Les stations où ont été faites les recherches principales sont indiquées par un astérisque (*).

Nous avons sommairement distingué cinq groupes de stations d'après leur situation géographique : Cerdagne, Carlit-Puymorens, Andorre, Bassin de l'Aude, Stations périphériques. Ce dernier groupe concerne les stations situées le plus à l'est dans la chaîne des Pyrénées et dont les populations de grenouilles constituent des colonies relativement isolées.

La planche I représente deux biotopes typiques à *Rana temporaria* dans l'est des Pyrénées.

a. *Cerdagne :*

1 Mont-Louis (1.600) : ruisseaux autour de Mont-Louis et du village voisin la Cabanasse.
2 Col de la Perche (1.550) : ruisseau à l'ouest du col, situé au milieu de prairies.
3 Bolquère (1.700) : ruisseaux au nord de Bolquère, situés partiellement en forêt, et petit étang artificiel du Ticou.
4 Vallée d'Eyne (1.850) : torrent en forêt clairsemée, sur 3 km en amont du village d'Eyne.
5 Col Rigat (1.500) : ruisseau et canal d'arrosage voisin sur une longueur de 2 km de part et d'autre du col.
6 Estavar (1.300) : canal d'arrosage sur une colline à 1 km au nord-est du village.
7 Targasonne (1.590) : mare située à l'ouest du village, en bordure de la RN 618.

(1) Le terme de pozzine a été créé par BRIQUET (1910) pour des formations des montagnes corses qu'il décrit comme des tourbières avec Sphaignes « formant seulement des taches et manquant souvent », tourbières qui sont trouées « de mares profondes ». Ce sont essentiellement ces zones déprimées et inondées que nous désignons sous le terme de pozzine.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU I

Stations d'étude de *Rana temporaria*

	CERDAGNE	
1	Mont-Louis	1600
2	Col de la Perche	1550
3	Bolquère	1700
4	Vallée d'Eyne	1850
5	*Col Rigat	1500
6	*Estavar	1300
7	Targasonne	1590
8	Caldegas	1150
9	Canal de Dorres	2000
10	Alp	1100
	CARLIT-PUYMORENS	
11	*Réservoir des Bouillouses	2000
12	*Étangs du Carlit	2250
13	*Étang de Pradeilles	1960
14	*Étang du Recou	2170
15	Étang de la Llose	2160
16	*Étang Bleu	2350
17	*Étanga d'En Beys	1960
18	Vallée de l'Oriège	1400
19	Estanyol de la Grave	2300
20	Étang du Rouzet	2220
21	Étang du Lanouzet	2230
22	Étang de Castel-Izard	2380
23	Réservoir du Lanoux	2200
24	*Étang de Font-Vive	1960
25	Retenue du Passet	1690
26	*Porté	1640
27	*Porta	1500
28	*Étang de Bésines	1990
29	Col du Puymorens	1930
30	*Étang de Porté	2030
	ANDORRE	
31	*Étang de Font-Nègre	2290
32	Vallée de Mañego	2100
33	*Étangs de Fontargente	2150
34	*Étangs de Joucla	2300
35	Ransol	1640
36	*Pla d'Envalira	2000
37	*Étangs des Pessons	2310
38	Étangs de Vall-Civera	2350
39	*Étang de Mont-Malus	2340
40	Étang de Malniu	2260
41	Étangs de la Pera	2300
42	Étangs de Tristany	2200
	BASSIN DE L'AUDE	
43	Étang d'Aude	2100
44	*Étang de Balcère	1760
45	*Étangs de Camporeils	2260
46	*Estanyol de La Lladure	1920
47	Vallée du Galbe	1850
48	Rieutord	1540
49	*Puyvalador	1400
50	Étang du Laurenty	1940
51	Vallée de Pailhères	1400
	STATIONS PÉRIPHÉRIQUES	
52	Col de Jau	1500
53	Étangs de Nohèdes	2000
54	*Vallée de Carença	2200
55	Nuria	2100
56	Vallée de Mantet	1400
57	*Gours de Cadi	2100
58	Mollo	1150
59	Mont-Capel	950

8 Caldegas (1.150) : mare et ruisseau à l'est du village.

9 Canal de Dorres (2.000) : canal d'arrosage, sur le versant dénudé de la montagne dite des Mattes Negres.

10 Alp (1.100) : ruisseaux et prairies au nord du village espagnol de Alp.

b. *Carlit-Puymorens :*

11 Réservoir des Bouillouses (2.000) : marécage situé au pied du barrage, devant le châlet-laboratoire de l'Université de Paris.

12 Étangs du Carlit (2.250) : ensemble de neuf étangs (Vivé, Noir, Coumasse, Llat, Long, Dougnes, Casteilla, Trebens, Soubirans) en terrain très peu boisé, s'étageant de 2.115 à 2.310 m.

13 Étang de Pradeilles (1.960) : à la limite de la forêt, à l'extrémité du Pla des Bones Aures, qui le sépare de la station 11.

14 Étang du Recou (2.170) : au-dessus de la forêt, dans une cuvette latérale de l'importante vallée de la Grave.

15 Étang de la Llose (2.160) : à la limite supérieure de la forêt; en voie de comblement; zone atterrie riche en végétation sur la rive nord.

Source : MNHN, Paris

16 Étang Bleu (2.350) : étang élevé, situé très au-dessus des forêts, à végétation nulle, d'où s'échappe le torrent de la Têt, riche en zones atterries.

17 Étangs d'En Beys (1.960) : groupe, à la limite supérieure des forêts, formé par l'étang d'En Beys proprement dit et quatre étangs très voisins : Gaudet, des Freg, des Herbes, du Saut.

18 Vallée de l'Oriège (1.400) : torrent en forêt clairsemée provenant des étangs d'En Beys; nombreuses zones atterries avec pozzines (prairies de Gaudu).

19 Estanyol de la Grave (2.300) : petit étang sauvage, pauvre en végétation, situé au-dessous de la Porteille de la Grave; à ne pas confondre avec l'étang de la Grave, situé plus au nord, que nous avons prospecté mais qui n'abrite pas de grenouilles.

20 Étang du Rouzet (2.220) : étang encaissé, sauvage, mais riche en végétation sur sa rive sud, fortement atterrie; nombreuses pozzines au voisinage.

21 Étang du Lanouzet (2.230) : voisin du précédent (500 m) mais séparé de lui par un escarpement prononcé; moins encaissé, plus pauvre en végétation; pozzines près de la rive Ouest.

22 Étang de Castel-Izard (2.380) : étang divisé en deux parties, situé au pied du pic très abrupt du même nom; une pozzine unique entre les deux parties; végétation nulle, grenouilles peu nombreuses.

23 Réservoir du Lanoux (2.200) : récemment surélevé par un barrage (1958), le Lanoux, aux berges abruptes, n'abrite de grenouilles que sur sa rive sud et le bord des torrents voisins (bas du ruisseau des Encantades notamment).

24 Étang de Font-Vive (1.960) : dans une cuvette latérale de la vallée descendant du Lanoux; assez riche en végétation.

25 Retenue du Passet (1.690) : petite retenue au fond de la vallée descendant du Lanoux.

26 Porté (1.640) : mare en lisière d'un bois de bouleaux, sur le bord de la vallée descendant du Lanoux.

27 Porta (1.500) : mare sur le bord de la RN 20, juste en face de la gare S.N.C.F. de Porta.

28 Étang de Bésines (1.990) : ancien étang périodique de Bésines, aujourd'hui surélevé par un petit barrage, et zone atterrie très riche en pozzines, située en amont.

29 Col du Puymorens (1.930) : torrent et petit marécage situé au voisinage immédiat du col, côté Ariège.

30 Étang de Porté (2.040) : petit étang dans une cuvette surélevée au-dessus de la vallée du Carol; peu profond et en voie de comblement, riche en végétation.

c. *Andorre :*

31 Étang de Font-Nègre (2.290) : étang constituant la source de l'Ariège, au pied du cirque sauvage du même nom; très pauvre en végétation; zone atterrie avec rares pozzines à 500 m au sud-est.

32 Vallée de Mañego (2.100) : torrent descendant du col de Fontargente, côté Andorran, s'unissant au torrent de Joucla pour former la vallée d'Inclès.

33 Étangs de Fontargente (2.150) : trois étangs de dimensions inégales, à végétation très localisée (rive nord de l'étang principal) et pozzines rares.

34 Étangs de Jouela (2.300) : deux étangs au fond d'un cirque sauvage et déversoir traversant deux zones atterries riches en pozzines.

35 Ransol (1.640) : rivière Valira del Orient sur 2 km en amont de Ransol.

36 Pla d'Envalira (2.000) : rivière Valira del Orient sur 2 km au-dessous des lacets de la route du Col d'Envalira (côté Andorran).

37 Étangs de Pessons (2.310) : ensemble de petits étangs riches en végétation, juste au-dessus de la forêt.

38 Étangs de Vall-Civera (2.350) : ensemble de quatre étangs au-dessus de la forêt dont les trois inférieurs, en voie de comblement, sont riches en végétation.

39 Étangs de Mont-Malus (2.430) : deux étangs très inégaux, dans un cirque sauvage et fortement encaissé, pauvres en végétation.

40 Étang de Malniu (1.260) : à la limite supérieure de la forêt; assez riche en végétation; au voisinage se trouve l'étang de Guils, où les grenouilles sont très rares.

41 Étang de la Pera (2.300) : deux étangs à la limite supérieure de la forêt, riches en végétation.

42 Étangs de Tristany (2.200) : trois étangs au-dessus de la forêt, très pauvres en végétation; une vallée torrentueuse et une vallée riche en pozzines au sud des étangs.

Source : MNHN, Paris

d. *Bassin de l'Aude :*

43 Étang d'Aude (2.100) : en forêt, riche en végétation; zone à pozzines un peu à l'ouest de l'étang.
44 Étang de Balcère (1.760) : en forêt, très encaissé, riche en végétation.
45 Étangs de Camporeils (2.260) : deux étangs importants et plusieurs petits (plus ou moins atterris), en forêt clairsemée; localement riches en végétation
46 Estanyol de la Lladure (1.920) : en forêt, très petit et peu profond; végétation très abondante.
47 Vallée du Galbe (1.850) : torrent coupé de zones à pozzines, prospecté sur 5 km en amont du village d'Espousouille.
48 Rieutord (1.540) : ruisseaux autour de Rieutord, au milieu de prairies.
49 Puyvalador (1.400) : rivière Aude juste en aval du barrage du Puyvalador.
50 Étang du Laurenty (1.940) : à la limite supérieure de la forêt, pauvre en végétation.
51 Vallée de Pailhères (1.400) : torrent au-dessous du col de Pailhères, versant Audois.

e. *Stations périphériques :*

52 Col de Jau (1.500) : ruisseaux au voisinage du col de Jau, versant est.
53 Étangs de Nohèdes (2.000) : trois étangs, dont deux importants, à la limite supérieure de la forêt, localement riches en végétation.
54 Vallée de Carença (2.200) : torrent descendant du lac du même nom, coupé de zones atterries et d'élargissements riches en végétation : le lac lui-même, dépourvu de végétation, n'abrite que de très rares grenouilles.
55 Nuria (2.100) : torrents autour de Nuria, au-dessus de la forêt.
56 Vallée de Mantet (1.400) : torrent au niveau du village de Mantet et sur 1 km en aval.
57 Gours de Cadi (2.200) : groupe de très petits étangs au-dessus de la forêt, au sommet de la vallée du même nom; végétation abondante.
58 Mollo (1.150) : rivière (Tor) entre Mollo et Campcardos.
59 Mont-Capel (950) : torrent (affluent du Mondony) descendant du Mont-Capel, côté français.

2. Stations d'étude de *Pelobates cultripes :*

Ces stations, moins nombreuses que celles qui concernent *R. temporaria*, n'ont pas reçu de numéro et sont désignées dans le texte par leur nom :

Saint-Estève : mare périodique de 150 m sur 80, au milieu des vignes; entièrement tapissée d'*Isoetes*.
San Clemente : grande mare périodique (300 m sur 100) entourée de garrigues et de vignes; végétation de *Juncus* et d'*Isoetes*.
Ouveillan : petit groupe de mares de dimensions très modestes installées dans des anciennes carrières.
Château d'O : citerne (80 m sur 50) du château d'O, dans la banlieue Nord de Montpellier.

3. Stations d'étude de *Hyla meridionalis :*

Ces stations sont également désignées par leur nom; certaines sont les mêmes que pour *P. cultripes*.

San Clemente, Saint-Estève, Château d'O : voir ci-dessus.
Le Chardonnet : petite mare périodique au milieu des garrigues, près du village de Cournonterral.
Palaja : grande mare périodique à 1 km du village de Palaja.

HÔTES

Les Amphibiens Anoures sur la parasitofaune desquels nous avons travaillé appartiennent à trois familles distinctes :

Ranidae : *Rana temporaria* L.;
Pelobatidae : *Pelobates cultripes* (Cuv.);
Hylidae : *Hyla meridionalis* Boettg.

Source : MNHN, Paris

Rana temporaria comprend deux sous-espèces : *R. temporaria temporaria* L. qui se rencontre dans toute l'Europe septentrionale, les Iles Britanniques, le Centre et le Nord de la France, les Pyrénées, la Sierra de Gredos (Espagne), et *R. temporaria parvipalmata* Seoane, qui habite le Nord-Ouest de l'Espagne. On trouvera une carte de répartition dans SAVAGE (1961, p. 2) et des indications complémentaires dans BALCELLS (1956), KNOEPFFLER et CAHET (1963). Bien que les populations des Pyrénées appartiennent à la sous-espèce *temporaria*, il faut souligner qu'il existe un hiatus (Bassin d'Aquitaine et Languedoc-Roussillon) entre ces populations et celles du reste de l'Europe. *R. temporaria* s'élève à 2.965 m dans les Pyrénées Centrales (BECK, 1943).

Pelobates cultripes (Cuv.) est « commun dans la Péninsule ibérique, dans le Nord-Ouest du Maroc et sur les côtes atlantiques et méditerranéennes de la France » (KNOEPFFLER, 1960 *a*). Il est remplacé dans le Nord de l'Europe par *Pelobates fuscus* (Laur.); les aires des deux espèces ne paraissent pas se recouper.

Hyla meridionalis Boettg., longtemps considérée comme une sous-espèce de *Hyla arborea* (L.), doit être considérée comme une espèce distincte à la suite de la récente mise au point de PAILLETTE (1967). *H. meridionalis* habite le Sud de la France, la péninsule ibérique et l'Afrique du Nord.

TECHNIQUES

Techniques microscopiques.

Dans l'étude des parasites eux-mêmes et de leurs stades larvaires, nous avons surtout utilisé des techniques classiques :

— colorations vitales au rouge neutre, à l'alizarine et au bleu de crésyl brillant;
— fixation au liquide de Bouin aqueux;
— coloration des préparations *in toto* au carmin boracique de Grenacher, au carmin de Gower et à l'hémalun;
— coloration des coupes sériées au glychémalun-éosine.

Pour l'étude des sensilles (organes tactiles des larves de Digènes et de Monogènes) nous avons utilisé la méthode de GINETSINSKAYA et DOBROVOLSKI. Elle consiste à projeter les larves vivantes dans une solution aqueuse de NO_3Ag à 1 %, puis à exposer quelques instants à une vive lumière; les boutons cuticulaires situés à la base des sensilles se colorent alors en brun; après lavage soigné (plusieurs bains d'eau distillée) et déshydratation, les larves ainsi traitées peuvent être montées en préparations au Baume du Canada. La planche 4 montre les résultats obtenus.

Pour l'étude des stades larvaires sur le vivant, nous avons utilisé constamment le microscope à contraste de phase, qui rend les plus grands services dans la recherche des structures fines (flammes vibratiles, prolongements sensitifs, fibrilles musculaires...).

Techniques expérimentales.

Les hôtes ont été maintenus au laboratoire soit dans des aquariums, soit dans des cristallisoirs ou bocaux de tailles variées. Nous avons disposé de quatre enceintes réfrigérées et ventilées permettant de maintenir les animaux à des températures comprises entre 0 et 20°.

Les Amphibiens en expérience ont toujours été isolés dans des bocaux en verre d'un demi-litre, dont le couvercle était rabattu de manière à laisser passage à l'air, sans utilisation du joint de caoutchouc. Sauf nécessité contraire, chaque bocal contenait une hauteur de 1 cm d'eau. Lorsque nous avons dû nourrir des Amphibiens au laboratoire, nous l'avons fait en nous inspirant des méthodes de LEES (1962 *a*).

Les têtards ont été élevés à partir des pontes recueillies dans la nature ou obtenues au laboratoire. Ils ont été gardés dans des séries d'aquariums en verre moulé contenant un volume d'eau égal à 2,5 l, 3,5 l ou 12,0 l. Les élevages ont été faits dans de l'eau de puits, provenant d'un forage situé à Perpignan, l'eau distribuée dans la ville étant nocive pour ces animaux, notamment pour les têtards de Pélobate. Les têtards de toutes les espèces ont été nourris à l'aide du produit allemand « Tetra-Min » qui convient parfaitement à leur croissance et ne trouble pas l'eau des aquariums.

Les hôtes intermédiaires (Mollusques, larves d'insectes...) ont été gardés dans des cristallisoirs en verre. Toutefois, pour le triage des Mollusques parasités nous avons utilisé des petits récipients en matière plastique de 30 mm de diamètre et 35 mm de hauteur, collés par groupes de 20 sur des plaques de matière plastique noire. Chaque récipient renferme de l'eau et un seul Mollusque. Les plaques sont regardées à heures fixes sous la loupe binoculaire, ce qui permet de détecter aisément les cercaires de Digènes. Nous avons pu ainsi surveiller jusqu'à 500 Mollusques quasi simultanément.

Pour les infestations expérimentales, nous avons utilisé des cristallisoirs de dimensions variées; celles-ci seront précisées pour chaque expérience.

Source : MNHN, Paris

Les œufs de parasites (Monogènes), recueillis dans l'eau des bocaux à Amphibiens, ont été triés sous la loupe binoculaire suivant la méthode décrite par GALLIEN (1935) : un mouvement tournant imprimé à une boîte de Pétri suffit à rassembler tous les œufs au centre de celle-ci.

C'est également dans des boîtes de Pétri que ces œufs ont été maintenus jusqu'à éclosion. Pour empêcher l'apparition de bactéries pathogènes pour les œufs, nous avons parfois ajouté des antibiotiques à l'eau dans laquelle ils se développaient : pénicilline, chloramphénicol, mycostatine, streptomycine; les meilleurs résultats ont été obtenus avec la streptomycine à la concentration de 5 mg/l; éventuellement, cette dose a pu être triplée sans dommage pour les œufs ou les larves. Pour débarrasser les œufs de développements mycéliens parfois très gênants, nous avons, en certaines occasions, baigné les œufs pendant une heure dans une suspension de mycostatine à 50 000 U/l.

Techniques de terrain.

Les Amphibiens ont été capturés suivant des méthodes propres à chaque espèce.

R. temporaria est chassée de jour, soit à la main, soit avec l'aide d'une épuisette.

P. cultripes, chassé de nuit, est détecté à l'aide d'un photophore puissant placé sur le front; dans ces conditions les yeux des Pélobates brillent comme deux points rouges et sont visibles à plus de 50 m; l'animal, peu farouche, se capture alors à la main.

H. meridionalis est également chassée de nuit; bien que leurs yeux ne réfléchissent pas la lumière, les Rainettes sont facilement repérables à la surface des plantes aquatiques; accessoirement, cet Amphibien peut être récolté de jour sur (ou sous) les feuilles des arbres et des roseaux.

Aussitôt capturés, les Amphibiens sont mis dans des « bourriches » à poissons en métal grillagé (les poches en matière plastique ne conviennent pas). Pour transporter des Amphibiens depuis le lieu de capture jusqu'au laboratoire sans variation de température nous avons utilisé des vases thermiques du type « boîtes alimentaires ».

Les Mollusques, larves d'Insectes, Insectes, sont capturés grâce à des méthodes adaptées à chaque espèce (filets de mailles différentes, tamis...).

Nous avons effectué des marquages d'Amphibiens sur le terrain en utilisant la méthode de MARTOF (1953), préconisée par BENTON et WERNER (1956). Elle consiste à sectionner d'un coup de ciseaux deux phalanges de certains doigts de l'Amphibien, selon le code suivant (les doigts sont numérotés de l'intérieur vers l'extérieur) :

— patte avant gauche :	— patte avant droite :
Doigt n° 1 : 900	Doigt n° 1 : 100
Doigt n° 2 : 1600	Doigt n° 2 : 200
Doigt n° 3 : 2400	Doigt n° 3 : 300
Doigt n° 4 : 3200	Doigt n° 4 : 400
— patte arrière gauche :	— patte arrière droite :
Doigt n° 1 : 10	Doigt n° 1 : 1
Doigt n° 2 : 20	Doigt n° 2 : 2
Doigt n° 3 : 30	Doigt n° 3 : 3
Doigt n° 4 : 40	Doigt n° 4 : 4
Doigt n° 5 : 50	Doigt n° 5 : 5

Ce code fournit près de 10.000 combinaisons différentes (il est recommandé de ne pas utiliser les nombres pour lesquels un seul doigt serait sectionné).

Dans certains cas, nous avons pu détecter la présence de Polystomes chez les Amphibiens, en dehors de la période de ponte, grâce à la méthode de JENNINGS (1956). Celle-ci consiste à ajouter à l'urine de l'Amphibien quelques gouttes de la solution suivante :

— luminol (3-amino-phthal-hydrazide), 0,1 g;
— carbonate de sodium, 5 g;
— eau distillée, 100 cc;
— eau oxygénée à 3 %, 20 cc.

L'urine est recueillie « by gently squeezing the frog », suivant l'expression de JENNINGS.

Si l'Amphibien est parasité par un Polystome, l'hématine contenue dans son urine provoque une vive recrudescence de la luminescence bleue du réactif, bien visible dans l'obscurité. Nous avons parfois opéré en ajoutant l'eau oxygénée (à 10 volumes) en dernier dans le mélange urine-luminol en solution alcaline : la luminescence obtenue est forte en présence d'hématine, très faible dans le cas contraire.

Cette méthode peut être utilisée sur le terrain, à la seule condition d'observer la réaction à l'intérieur d'une boîte noire. On peut ainsi, suivant le but poursuivi, prélever seulement les individus adéquats.

Précisons enfin que les mesures de pH sur le terrain ont été faites à l'aide d'un pH-mètre portatif à piles et que les prélèvements d'eau pour analyse ont été faits dans des bouteilles de 500 cc en polyéthylène, toujours entièrement remplies.

Source : MNHN, Paris

ABRÉVIATIONS UTILISÉES DANS LES FIGURES

A. g.	Atrium génital.
B. c.	Bulbe copulateur.
B. i.	Branche intestinale.
C. d.	Canal déférent.
C. g. i.	Canal génito-intestinal.
C. L.	Canal de Laurer.
E. g.	Épines génitales.
f. d.	Face dorsale.
f. v.	Face ventrale.
G. M.	Glandes de Mehlis.
G. M. d.	Glandes de Mehlis distales.
G. M. p.	Glandes de Mehlis proximales.
Mé.	Métraterme.
Od.	Oviducte.
Œ.	Œuf.
Oo.	Ootype.
Ov.	Ovaire.
P. C.	Poche du cirre.
P. g.	Pore génital.
R. s.	Réceptacle séminal.
Te.	Testicule.
Ut.	Utérus.
Vd.	Vitelloducte.
Vd. l.	Vitelloducte latéral.
Vd. m.	Vitelloducte médian.
Vd. t.	Vitelloducte transverse.
Vg.	Vitellogènes.
V. s.	Vésicule séminale.
V. s. i.	Vésicule séminale interne.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

BIOLOGIE ET COMPORTEMENT DES HOTES

CHAPITRE I

RANA TEMPORARIA

La biologie et le comportement de *R. temporaria* ont été étudiés en détail par SAVAGE (1961). Cet auteur donne pour l'Angleterre et l'Irlande, de nombreux renseignements sur la nourriture, les déplacements, l'hibernation et la période de ponte de la grenouille rousse. Les travaux de parasitologie de GALLIEN (1935) et BYCHOWSKY (1958) donnent des indications sur les mœurs de *R. temporaria* respectivement dans le Nord de la France et de l'U.R.S.S.

Dans notre région, *R. temporaria* n'existe que dans les zones montagneuses, entre 1.000 et 2.400 m d'altitude en règle générale; elle peut descendre en quelques endroits jusqu'à l'altitude de 800 m, mais elle ne se rencontre qu'exceptionnellement dans l'aire de la grenouille verte, *Rana ridibunda*, celle-ci ne s'élevant pas au-dessus de 900 à 1.000 mètres. La limite inférieure de distribution de *R. temporaria* dans l'Est des Pyrénées, d'après nos observations, est indiquée sur la carte n° 9.

On sait à la suite des observations de GALLIEN (1941) et de CAMBAR et GARAT (1960) que les *Rana temporaria* des Pyrénées appartiennent à une race sexuellement différenciée (1). Cette race, selon WITSCHI (1930), très répandue à l'époque glaciaire, aurait suivi le retrait des glaciers et serait actuellement confinée aux régions septentrionales et aux régions de forte altitude. CAMBAR et GARAT écrivent que « dans les biotopes élevés, cette race devenue montagnarde serait ainsi soumise à un véritable isolement géographique. Elle y constitue désormais une race biologique bien définie et de caractère héréditaire ».

Dès le début de notre travail, nous avons constaté que le comportement de cet Amphibien dans les Pyrénées diffère notablement de son comportement en Grande-Bretagne et dans le Nord de l'Europe où on le trouve à toutes les altitudes.

Nous étudierons successivement les problèmes de sa nourriture, de ses déplacements, de son hibernation et de sa reproduction.

A. NOURRITURE

Il nous paraît superflu de revenir sur les données fondamentales concernant la nourriture des Amphibiens, mais nous attirerons l'attention sur celles de nos observations qui présentent un rapport avec le parasitisme.

1. LES PROIES

Analyse des contenus stomacaux :

Les Invertébrés, et plus spécialement les imagos d'Insectes, constituent la source de nourriture essentielle de nos Amphibiens. Les Mégaloptères, les Trichoptères, les Ephéméroptères y tiennent une place de choix, mais tous les ordres d'Insectes se trouvant dans les biotopes à *R. temporaria* sont représentés.

(1) Rappelons que WITSCHI (1930) distingue trois types principaux de races sexuelles chez les Anoures :

— Races sexuellement différenciées (*sex-ratio* équilibrée au moment de la métamorphose);
— Races sexuellement indifférenciées (gonades de structure femelle chez tous les individus au moment de la métamorphose);
— Races semi-différenciées (75 % de femelles, 25 % de mâles au moment de la métamorphose).

Source : MNHN, Paris

Nous signalons que les contenus stomacaux de *R. temporaria* nous ont aussi livré :

— des larves de libellules (*Cordulegaster* sp., *Aeschna* sp.), de grande taille, que les grenouilles avalent probablement lorsque ces Insectes sortent de l'eau pour accomplir leur dernière mue.

— des Arthropodes autres que des Insectes, tels qu'Arachnides ou Myriapodes;

— des limaces de petite taille (*Agriolimax* sp.) parfois en grande quantité (jusqu'à 12 dans l'estomac d'un seul individu).

Parmi les Insectes de grandes dimensions, certains ne semblent pas pouvoir être avalés par la grenouille rousse; c'est le cas des Coléoptères appartenant aux genres *Dytiscus* et *Hydrous*. Les grosses libellules très courantes en Cerdagne (*Aechna juncea, Cordulegaster annulatus*) ne doivent être consommées que rarement bien que nous ayons identifié un thorax de *Cordulegaster* chez une femelle de grande taille. *Libellula quadrimaculata* et *Sympetrum flaveola*, eux aussi très courants, ne sont pas, bien que plus petits, consommés de manière très fréquente. Par contre, les Agrionidés (parmi lesquels *Lestes dryas* est le plus abondant en Cerdagne) sont des proies habituelles.

Problème du cannibalisme :

Si, quantitativement, les Arthropodes et quelques autres Invertébrés constituent le contenu stomacal habituel de la grenouille rousse, l'absorption par celle-ci de ses propres jeunes, au moment de leur passage à la vie terrestre, présente un grand intérêt qualitatif.

Il est bien connu (SAVAGE, 1961) que l'Amphibien avale en principe tout objet d'importance convenable qui bouge à sa portée; cela entraîne la possibilité pour l'adulte de pouvoir avaler les jeunes dans leur première année et ce cannibalisme est un phénomène fréquent chez la grenouille rousse (ainsi d'ailleurs que chez le crapaud commun).

Au moment où les jeunes Amphibiens s'évadent du milieu aquatique, sautant par milliers au voisinage des points d'eau, ils sont la proie très courante des adultes et nous nous étonnons que le fait ait été mis en doute par certains auteurs. D'après les autopsies avec examen du contenu stomacal de grenouilles fraîchement capturées, nous avons essayé de chiffrer l'importance du cannibalisme. Pendant la période de la métamorphose, 10 grenouilles adultes sur 100 ont avalé au moins un de leurs jeunes à la fin de chaque journée; ceci est un nombre moyen, largement dépassé dans certains prélèvements. Sur ces 10 grenouilles cannibales, une ou deux peuvent avoir avalé toujours à la fin d'une seule journée, 2 ou exceptionnellement 3 jeunes. Au bout de 10 jours, une population de 100 adultes a donc pris en moyenne une centaine de jeunes comme nourriture. Par ailleurs, nous estimons que la prolifération des jeunes dure au minimum un mois, pendant lequel on peut compter 20 jours favorables à une activité normale des Amphibiens et de leurs jeunes (jours ensoleillés). En utilisant ces données, un calcul de probabilité indique que 88 % des adultes avalent *au minimum* une petite grenouille dans le cours de chaque été.

Ce comportement joue un rôle capital dans les cycles biologiques de certains parasites, pour lesquels le jeune Amphibien est lui-même un hôte intermédiaire.

2. NOURRITURE ET ENVIRONNEMENT

La nourriture des grenouilles est loin d'être homogène dans une région donnée; elle varie essentiellement suivant le type d'environnement.

Au point de vue parasitologique (pour ce qui concerne les Digènes), l'intérêt principal de la nourriture réside dans son origine, aquatique ou terrestre. En effet, toutes les cercaires de Digènes d'Amphibiens de notre région se développent chez les Mollusques aquatiques (ou sub-aquatiques) et seuls peuvent servir d'hôtes intermédiaires des organismes vivant au contact de ces Mollusques, donc *aquatiques* eux-mêmes à un moment de leur vie.

Nous avons donc classé les proies en deux catégories :

— organismes à stades larvaires aquatiques (Trichoptères, Mégaloptères, Odonates, Coléoptères *pro parte*, jeunes Amphibiens);

— organismes entièrement terrestres (Orthoptères principalement, Coléoptères *pro parte*, etc.).

L'examen des contenus stomacaux de grenouilles rousses capturées en fin de journée et rapidement disséquées donne les résultats moyens exprimés dans le tableau 2. Le pourcentage est calculé sur le nombre de proies identifiées et la statistique porte sur environ 50 grenouilles de chaque type de biotope. Les numéros entre parenthèses sont ceux des stations où ont été capturées les grenouilles.

Source : MNHN, Paris

Il est important de retenir que, dès que l'on s'éloigne des points d'eau (prés, rhodoraies), la nourriture des grenouilles est à base d'Orthoptères ou de Coléoptères terrestres. Ainsi, sur toutes l'étendue du plateau cerdan dépourvu de lacs et de torrents, les grenouilles se nourrissent principalement de criquets (parfois de decticques ou même d'éphippigères) auxquels se mêlent quelques Diptères et Coléoptères: un petit pourcentage d'organismes à larves aquatiques y est représenté par des Trichoptères et de rares Odonates Zygoptères.

Types do biotopes	Proies à stades aquatiques	Proies sans stades aquatiques
	%	%
Bord d'étang ou de lac (30)	80	20
Bord de torrent (34) (32)	70	30
Bord de canal d'arrosage (6)	10	90
Prés ou rhodoraies (30)	5	95

TABLEAU 2

B. *DÉPLACEMENTS*

Nous envisageons sous cette rubrique les déplacements saisonniers des grenouilles, à l'exclusion du déplacement depuis le lieu d'hibernation jusqu'au lieu de reproduction, qui sera étudié en même temps que la ponte.

Une observation suivie de la population de *R. temporia* de la station 30 (Étang de Porté, alt. 2.030 m), portant sur trois années, nous a montré le comportement particulier, jusqu'ici mal connu, de cet Amphibien au cours de la saison chaude.

A la fin du mois de mai (période d'accouplement), les grenouilles sont extrêmement nombreuses au bord du lac, et la *sex ratio* est équilibrée. A partir du 15 juin, et pendant les mois de juillet et août, les grenouilles sont nettement moins nombreuses et la *sex ratio* est fortement déséquilibrée (93,6 % de mâles en août 1965, 90,9 % en juillet 1966, 83,4 % en août 1966).

A partir du 10-15 septembre, les grenouilles sont à nouveau très nombreuses et la *sex ratio* redevient équilibrée.

Nous interprétons les faits de la manière suivante :

On peut distinguer, d'une manière schématique, deux fractions fictives dans la population de *R. temporaria*, fractions mêlées l'une à l'autre depuis la mi-septembre jusqu'à la mi-juin, mais séparées pendant l'été. Nous qualifions l'une de ces fractions de migrante, l'autre de sédentaire.

La fraction migrante s'éloigne de l'étang, parfois considérablement, à travers la rhodoraie et même la pelouse alpine. Les grenouilles qui la composent se dispersent et peuvent vivre tout l'été *loin de l'écosystème aquatique*; nous avons souvent rencontré des individus à un ou deux kilomètres de leur biotope de reproduction et presque toujours à une altitude supérieure à celui-ci. Le cas extrême concerne une grenouille capturée à 600 m de dénivellation au-dessus du point d'eau le plus voisin. Les grenouilles qui composent cette fraction migrante se nourrissent principalement d'Orthoptères. Cette fraction est constituée de la quasi-totalité des femelles et d'une certaine proportion de mâles.

La fraction sédentaire reste au bord même de l'étang. Les grenouilles qui la composent absorbent une nourriture variée, où dominent les Insectes à larves aquatiques. Cette fraction sédentaire est constituée presque exclusivement de mâles.

A l'appui de cette manière de voir, nous apportons les arguments suivants :

a. Une série de numérotages de grenouilles d'après la méthode de MARTOF (1953) nous a montré que les grenouilles mâles du bord de l'étang, marquées en juillet, restent effectivement sédentaires, car nous les retrouvons en août au même endroit. Ce ne sont donc pas des grenouilles migrantes ayant retrouvé le lac par hasard (une telle hypothèse ne rendrait d'ailleurs pas compte de la prédominance des mâles). Ces numérotages ont montré également que les grenouilles paraissent rester fidèles à leur biotope de reproduction même lorsqu'elles s'en écartent fortement au cours de leur déplacement estival.

Source : MNHN, Paris

b. Bien que la station **30** soit la seule qui, par son abondance, ait permis des prélèvements mensuels importants sans trop affaiblir la population, des observations fragmentaires réalisées dans d'autres stations nous ont montré que le phénomène du déplacement estival s'y produit également.

c. Nous ajoutons le témoignage des bergers (Andorrans en particulier) qui, dès le début de nos recherches, nous ont expliqué que, au cœur de l'été, il reste quelques grenouilles au bord des lacs et des torrents tandis que les autres sont dispersées dans la montagne.

Pour comprendre l'incidence de ce comportement sur le parasitisme, il est important de retenir les différences que nous avons notées quant à la nourriture des deux fractions, suivant qu'au cours de l'été, elles prennent celles-ci dans l'écosystème aquatique ou dans l'écosystème terrestre.

C. *HIBERNATION*

1. PÉRIODE D'HIBERNATION

Les grenouilles entrent en hibernation au moment des premières gelées. Celles-ci se produisent à une date assez peu différente pour les stations de haute et moyenne altitude, de sorte que l'entrée en hibernation intervient elle-même à une date relativement uniforme pour l'ensemble des stations de Cerdagne. On peut considérer que la majorité des grenouilles cessent leur activité entre le 15 et le 30 octobre. Cette cessation d'activité n'est cependant pas aussi brutale que les apparences le laissent supposer : ainsi, le 15 novembre 1965, l'étang de Porté était uniformément recouvert d'une couche de glace de 1 cm d'épaisseur, mais, sous cette couche, on voyait encore nager un certain nombre de grenouilles.

La sortie d'hibernation est, par contre, très étalée : elle peut se produire vers le 20 février dans les stations les plus basses (1.100 m) et tarder jusqu'au 15 juin dans les stations les plus hautes (2.400 m). Nous étudierons ce décalage en même temps que la reproduction.

On notera que le retour de l'ensemble de la population au bord d'un étang (mi-septembre), à la suite du déplacement estival, ne s'accompagne pas de la mise immédiate en état d'hibernation. Les grenouilles manifestent encore une activité normale pendant un mois à un mois et demi; elles se nourrissent normalement et leurs contenus stomacaux livrent alors de jeunes Amphibiens, à côté des habituels Arthropodes.

2. LIEU D'HIBERNATION

Deux cas peuvent se produire : ou bien le lieu d'hibernation est confondu avec le lieu de ponte, ou bien il est différent.

Dans le premier cas, les grenouilles hibernent sous les berges du lac ou du point d'eau dans lequel elles se reproduisent (stations **30, 31, 33, 57**); lorsqu'il s'agit d'un biotope marécageux, elles s'enfoncent sur place dans la vase (stations **26, 27**).

Dans le second cas, le futur lieu de ponte est sec en automne et les grenouilles ne peuvent y trouver refuge. Elles hibernent alors au point d'eau courante — berges de torrent— le plus proche du lieu de ponte (station **36**). Il y aura au printemps une migration depuis le lieu d'hibernation jusqu'au lieu de reproduction (remis en eau par la fonte des neiges).

D. *REPRODUCTION*

1. MODALITÉS DE LA PONTE

Savage (1961) considère comme un fait constant en Grande-Bretagne, l'existence d'une « migration » de *Rana temporaria* depuis ses quartiers d'hiver jusqu'à la mare où se fait la reproduction. Il a mis en évidence l'arrivée précoce des mâles sur le lieu de ponte (une semaine avant les femelles) et déterminé la durée de l'ensemble de cette migration, qui s'étend sur plusieurs semaines.

Dans nos régions, comme nous l'avons dit plus haut, il existe des biotopes qui sont à la fois lieu d'hibernation et lieu de ponte; dans ce cas, il ne se fait aucune migration : les grenouilles s'accouplent sur place, dans la glace et la neige fondantes.

Mais chaque fois que le biotope de ponte est une mare temporaire qui est à sec au moment des premières gelées et ne se remplira qu'à la fonte des neiges, un déplacement des

Source : MNHN, Paris

grenouilles est nécessaire à la fin de l'hibernation. Malgré l'amplitude toujours limitée de ce déplacement, nous lui conservons le nom de « migration », choisi par SAVAGE.

Nous l'avons étudié dans la station 36 (vallée d'Envalira) à 2.000 m d'altitude. La planche 2 montre le cirque des Pessons, devant lequel est située la station (en haut) et une vue rapprochée de cette même station (en bas).

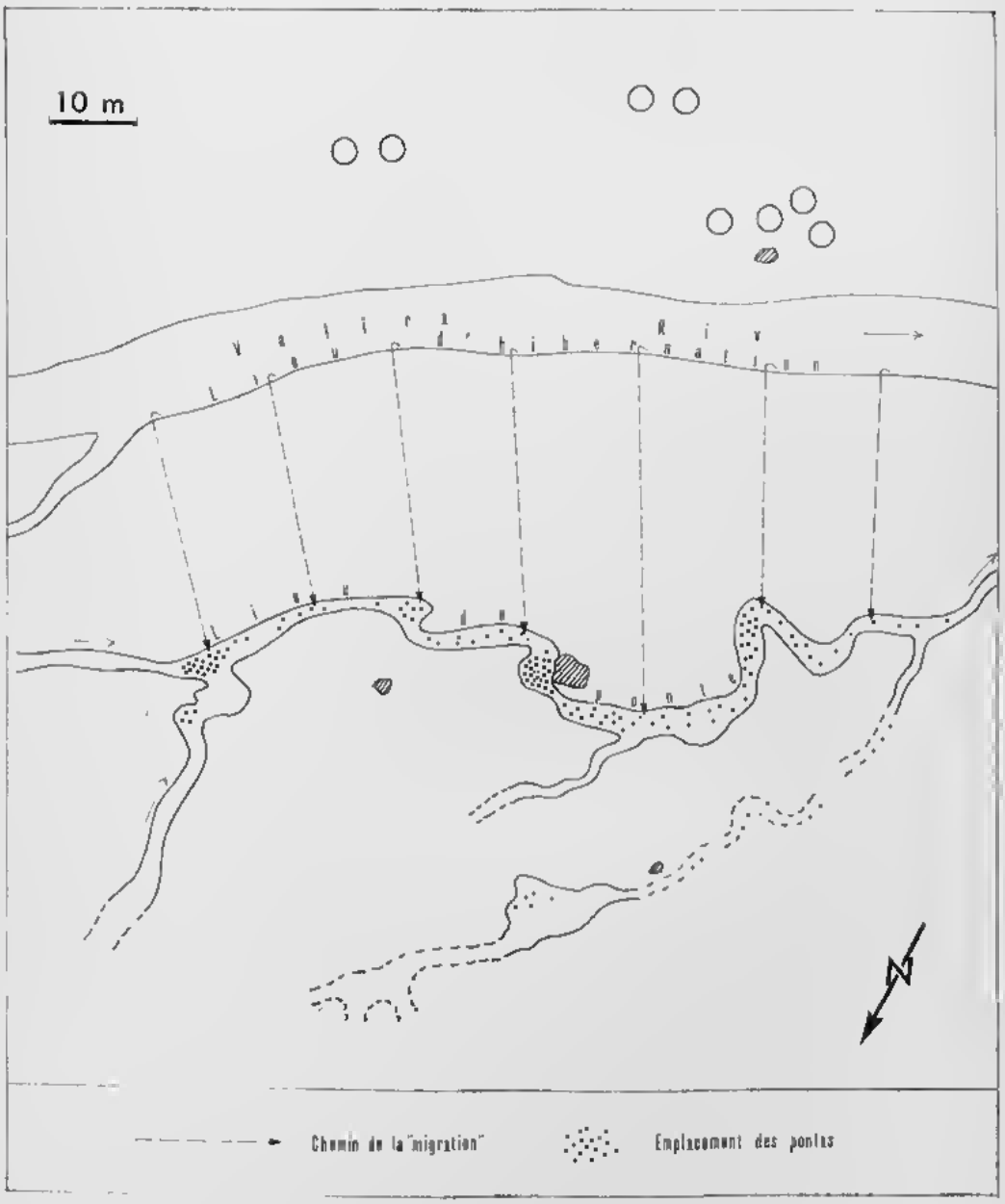


FIGURE 1

Plan de la station 36 (Pla d'Envalira). Lieu d'hibernation et lieu de ponte de *Rana temporaria*
Ce biotope est représenté sur la planche II

Le lieu de ponte y est constitué par une série de vasques communiquant entre elles, creusées dans une pelouse qui borde elle-même le fort torrent de la Valira del Orient. Ces vasques sont alimentées moitié par une perte de la rivière, moitié par un petit affluent; le plan (fig. 1) indique la disposition des lieux. En été, les vasques s'assèchent entièrement (en

Source : MNHN, Paris

1966, elles ont même disparu avant la métamorphose des têtards); il en résulte que la population de *R. temporaria* hiberne sous les berges du torrent. Lors de la fonte des neiges, on voit apparaître progressivement les différentes vasques tandis qu'une couche de neige de 30 cm d'épaisseur recouvre encore le paysage, y compris la bande de terre (30 à 40 m de largeur) qui sépare le lieu de ponte du torrent.

Lorsque l'ensemble des vasques est rempli d'eau libre (soit 25 jours après l'apparition de la première flaque en 1966), les grenouilles sortent de leur abri, escaladent la berge abrupte (30 cm) puis la couche de neige et, à travers celle-ci, gagnent le lieu de ponte en laissant des centaines de traces sub-parallèles. Wolterstorff (1904) a rapporté le témoignage d'un de ses correspondants qui a observé ce déplacement des grenouilles sur la neige dans les Pyrénées; l'observation a été faite le 8 avril 1904, à 1.400 m. d'altitude, dans la province des Asturies (Espagne).

Nous avons noté que les grenouilles hibernent sous la berge du torrent située du côté du lieu de ponte; aucune ne vient de la rive opposée. Si on essaye de dérouter les grenouilles pendant leur migration en les changeant de place ou d'orientation, elles reprennent invariablement la bonne direction et aboutissent dans les vasques. Nous avons observé la migration, une année par temps couvert, une autre année par temps ensoleillé.

Les faits les plus importants sont les suivants :

1° Les grenouilles émigrent pour la plupart accouplées : l'accouplement a lieu *sous les berges* du torrent, et les femelles, au prix d'efforts délicats, escaladent la berge puis traversent le champ de neige en portant le mâle. Les mouvements des deux partenaires sont parfaitement synchrones : les animaux glissent plus qu'ils ne marchent sur la neige et progressent par extensions brusques de leurs pattes postérieures. Un certain nombre de mâles et de femelles émigrent cependant en isolés. La migration complète d'un couple ou d'un individu isolé dure une heure environ (pour un trajet de 30 à 40 m.);

2° La période de migration est de courte durée; l'ensemble de la population achève son déplacement en trois ou quatre jours. Nous avons suivi le phénomène en détail à deux reprises. En 1965, la migration commence le 2 mai; le 5 mai, il n'y a plus une seule grenouille en migration et la ponte elle-même semble terminée. En 1966, la migration se produit le 16 et le 17 avril; le 18, nous n'observons sur la neige que deux couples, deux mâles seuls et quatre femelles seules; le 19, la migration est achevée. Les couples commencent à pondre aussitôt entrés dans le lieu de ponte ou dans la nuit qui suit leur arrivée.

Nos observations sont fondamentalement différentes de celles faites en Angleterre, puisque dans les Pyrénées, d'une part, les deux sexes émigrent de concert et, d'autre part, la durée totale de la migration est très réduite. Nous pensons que les très dures conditions de vie qui règnent en altitude, et, en particulier, la relative brièveté de la saison chaude, sont responsables de cette accélération du processus de reproduction. Cambar et Garat (1960) expriment un avis identique lorsqu'ils écrivent, à propos d'observations réalisées dans la région de Font-Romeu : « en haute montagne, à l'issue d'une longue hibernation, la ponte de *Rana temporaria* est tardive, mais soudaine et rapide. Elle se termine en peu de jours alors que, en plaine, elle dure plus de deux semaines ».

2. DATE DE LA PONTE

La sortie d'hibernation, et par conséquent la ponte de *R. temporaria* se produit à une date qui varie suivant le lieu et suivant l'année.

En 1965 et 1966, nous avons noté la date du début de la ponte dans une douzaine de biotopes d'altitudes différentes. Ces dates sont reportées sur un graphique en fonction de l'altitude du lieu (fig. 2). Certains des points d'observation correspondent à nos stations; le numéro en est indiqué entre parenthèses.

La ponte est d'autant plus tardive que l'on s'adresse à des biotopes d'altitudes plus élevées; le décalage peut atteindre trois mois entre les points observés les plus bas (1.100 m) et les plus hauts (2.300 m). Bien entendu, il existe localement des variations qui sont en rapport avec les conditions climatiques précises du lieu de ponte. Ainsi, les stations **7** (Targasonne) et **35** (Ransol) fortement ensoleillées, sont « en avance » chaque année sur les stations **3** (Bolquère) et **26** (vallée de Porté), d'altitude semblables mais moins bien exposées.

On note également qu'en 1966, la ponte a été plus précoce qu'en 1965 dans tous les

Source : MNHN, Paris

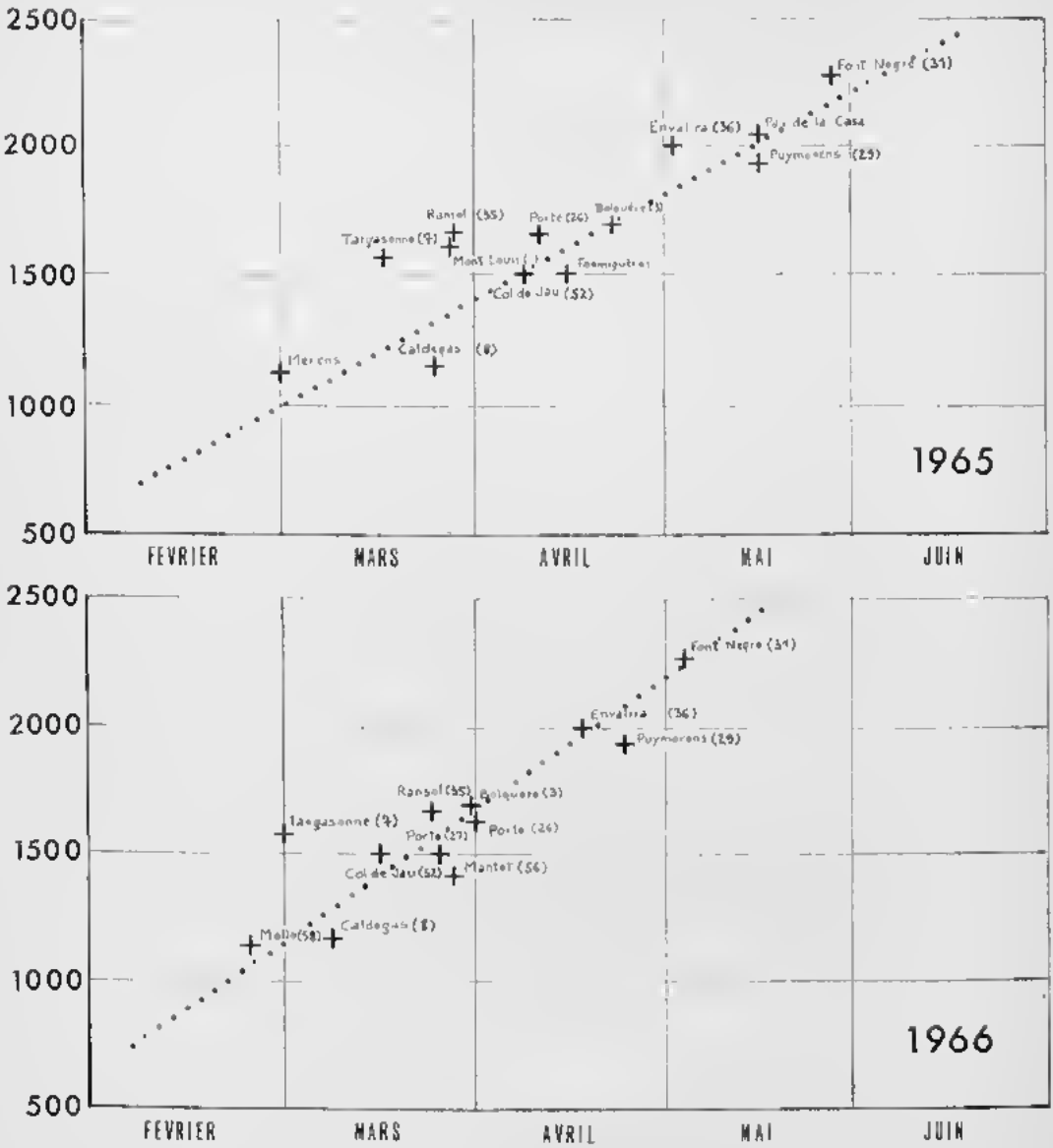


FIGURE 2

Date du début de la ponte de *Rana temporaria* en fonction de l'altitude, en 1965 et 1966

biotopes. Cette avance d'une année sur l'autre est plus marquée pour les stations élevées (jusqu'à un mois de différence) que pour les stations basses (15 jours environ seulement). Ce décalage d'ensemble est lié à des conditions météorologiques différentes, l'hiver 1964-1965 ayant été plus enneigé et plus froid que l'hiver 1965-1966. C'est ce que montre le tableau 3, établi d'après les données du poste climatologique de Font-Romeu (Météorologie Nationale), à l'altitude de 1.705 m.

Ce tableau montre en particulier que :

— pendant les mois de janvier, février et mars, les températures moyennes sont plus basses en 1965 qu'en 1966, de 2° environ.

— l'enneigement est nettement plus fort en 1965 qu'en 1966 : pour le premier trimestre 1965, la hauteur d'eau correspondant à la neige tombée est de 103,4 + 27,0 + 38,2 = 168,6 mm; pour le premier trimestre 1966, elle est de 25,1 + 63,3 + 28,4 = 116,8 mm.

Des données semblables sont fournies par le relevé des autres postes climatologiques de la région.

Source : MNHN, Paris

Mois	Neige		Températures		
	Eau de fusion	Épaisseur maximum observée	Moyenne des minima	Moyenne des maxima	Moyenne mensuelle
	mm	cm	°C	°C	°C
XI-1964	12,9	12	+ 0,6	+ 10,5	+ 5,5
XII-1964	71,9	37	— 5,1	+ 2,6	— 1,2
I-1965	103,4	88	— 5,5	+ 2,9	— 1,2
II-1965	27,0	50	— 8,5	+ 1,3	— 3,6
III-1965	38,2	53	— 3,2	+ 6,0	+ 1,4
IV-1965	24,2	20	— 1,9	+ 7,8	+ 2,9
XI-1965	26,1	4	— 2,3	+ 5,6	+ 1,6
XII-1965	82,5	52	— 3,0	+ 4,9	+ 0,9
I-1966	25,1	7	— 2,8	+ 4,8	+ 1,0
II-1966	63,3	20	— 1,1	+ 6,6	+ 2,3
III-1966	28,4	15	— 4,3	+ 6.5	+ 1,1
IV-1966	33,8	6	— 0,4	+ 9,1	+ 4,3

TABLEAU 3

Cette variation d'une année sur l'autre des conditions météorologiques influence les cycles biologiques dont il sera question à propos de *R. temporaria*. C'est pourquoi nous indiquerons toujours l'année ou les années pendant lesquelles ont été faites les observations; lorsque nous ferons une synthèse des résultats obtenus, il faudra considérer les dates avancées comme des dates moyennes, susceptibles de décalages d'ensemble suivant les années.

CHAPITRE II

PELOBATES CULTRIPES

Le Pélobate est commun dans notre région, bien que peu connu des habitants, vraisemblablement à cause de ses mœurs nocturnes. Nous l'avons rencontré sur tout le littoral, depuis l'embouchure du Tech jusqu'à la limite septentrionale de nos investigations, dans la région de Montpellier. Outre les stations littorales, il existe des stations à l'intérieur des terres : dans les Pyrénées-Orientales à Saint-Estève (au nord de Perpignan), dans l'Aude à Ouveillan (au nord-ouest de Narbonne) et à Palaja (au sud de Carcassonne), dans l'Hérault au Château d'O (banlieue nord de Montpellier). En Espagne, nous avons étudié une station importante à San Clemente (sur la route de la Junquera au golfe de Rosas).

Le Pélobate est un animal fouisseur vivant dans les sables littoraux ou la terre des vignobles, sortant la nuit pour prendre une nourriture composée principalement d'insectes. Il hiverne à quelques décimètres de profondeur du 15 novembre au 15 février environ. ANGEL (1946) ne donne guère de précisions sur sa reproduction dont il dit seulement qu'elle a lieu au printemps. PUJIULA (1931) signale avoir observé la ponte de *P. cultripes* à Castelldefels (à 20 km de Barcelone) le 12 février 1931.

On sait, par ailleurs, que le Pélobate est responsable dans nos régions des « pluies de crapauds » signalées certaines années par les journaux locaux et sur lesquelles PETIT et DELABIE (1951), puis PETIT et LOMONT (1958) ont fourni de précieuses observations. Ces auteurs ont

Source : MNHN, Paris

noté, dans la région de Saint-Cyprien et Canet une pullulation extraordinaire de jeunes Pélobates les 1er, 15 et 21 juillet 1951, puis le 13 juillet 1956. PETIT et LOMONT estiment que, le 18 juillet 1956, il y avait 450.000 cadavres de Pélobates écrasés par les voitures sur 2,500 km de la route Perpignan-Canet, et rapportent qu'ils ont recueilli des témoignages de migrations plus anciennes. Cherchant une explication au phénomène, PETIT et DELABIE écrivaient : « Nous rattachons la pullulation exceptionnelle des larves de *Pelobates* et leur dispersion massive à l'extension des rizières au cours d'une année plus pluvieuse que les autres, c'est-à-dire à la création d'un milieu nouveau humide et inondé, à la place d'un milieu normalement sec ».

Nous pouvons dire dès maintenant que nos observations personnelles nous ont montré à quel point la reproduction du Pélobate est précisément liée à des facteurs météorologiques.

Modalités de la ponte :

Tous les biotopes à Pélobates que nous avons recensés sont des mares temporaires, toujours à sec au milieu de l'été : chaque année, la mare de Saint-Estève sert en août-septembre de terrain d'entraînement aux sportifs de la commune, tandis que celle de San Clemente est soigneusement fauchée au motoculteur...

Nous nous sommes aperçus que la ponte des Pélobates est liée à la mise en eau de ces mares. Il y a donc intervention d'un premier facteur météorologique. Les mares en eau (avril) sont représentées sur la planche 3.

Selon les années, dans nos pays méditerranéens, où le maximum de pluviosité est automnal ou printanier, les mares se remplissent, soit au mois d'octobre, soit au mois de février. Ce phénomène est net et ne paraît guère souffrir de solutions intermédiaires, car il faut une forte pluie de plusieurs jours pour provoquer ce résultat. Ainsi, en 1965, il tombe à Perpignan 446 mm du 6 au 10 octobre (la moyenne annuelle est de 594 mm) : les mares se remplissent et restent dans cet état jusqu'à l'été; par contre, en 1964 et 1966, années à pluviosité automnale modérée, les mares restent sèches jusqu'au printemps suivant. Dans tous nos biotopes, la ponte de *P. cultripes* est liée de manière étroite à cette arrivée d'une masse d'eau importante (1).

Lorsqu'il y a une ponte automnale chez le Pélobate, il existe cependant une deuxième ponte au printemps. Nous ne savons pas, pour l'instant, si ce sont les mêmes animaux qui pondent deux fois, ou s'il s'agit d'animaux n'ayant pas pondu en automne.

Modalités du développement :

Les œufs de la ponte d'octobre éclosent au bout d'environ un mois, à la température moyenne de novembre qui s'écarte peu de 11 °C. Les têtards en nombre très important grossissent lentement jusqu'à atteindre les dimensions impressionnantes caractéristiques de l'espèce (10 cm de longueur), et, au début de juin, leurs pattes postérieures se développent.

Ici intervient pour la deuxième fois un facteur météorologique : si la mare se dessèche avant la mi-juin, tous les têtards meurent sans s'être métamorphosés ; si la pluviosité du printemps permet à la mare de subsister jusqu'au 15 juin au moins, quelques têtards, parmi les plus précoces, effectuent leur métamorphose, tandis que les autres meurent au soleil; si la mare subsiste jusqu'au début de juillet, les têtards se métamorphosent en plus grand nombre et les jeunes Pélobates se dispersent à la faveur d'un gros orage.

Les œufs de la ponte de février ont des chances plus réduites que ceux de la ponte d'octobre, de donner des têtards arrivant à leur métamorphose.

Les éclosions ont lieu à partir du 15 mars environ et, au mois de juin, les têtards sont nettement moins avancés dans leur croissance que ceux qui sont issus de la ponte automnale. Nous pensons qu'il leur faut au minimum un mois supplémentaire pour parvenir à la métamorphose. Bien que ANGEL laisse entendre que les jeunes sortent de l'eau au début du quatrième mois, nous pouvons affirmer qu'il n'en est rien dans notre région, où l'eau des mares se maintient cependant à des températures élevées. Le chiffre de six mois et demi à sept mois est un minimum pour les têtards issus de la ponte d'automne, celui de quatre mois et demi l'est probablement pour ceux de la ponte de printemps (le chiffre est inférieur au précédent à cause du développement à des températures en moyenne supérieures). Encore beaucoup de têtards semblent-ils moins précoces.

(1) Le phénomène est semblable pour *Pelodytes punctatus*, mais, chez ce dernier, un peu d'humidité suffit à déclencher une ponte automnale; les Pelodytes pondent dans les ornières des chemins, pour peu qu'une pluie y fasse apparaître quelques flaques occasionnelles.

Source : MNHN, Paris

Nous croyons tenir dans ce qui précède l'explication des pluies de Pélobates. Elles sont liées à une subsistance des mares jusqu'au début de l'été et leur importance est probablement fonction de l'existence d'une ponte automnale au cours de l'année précédente. Si les mares subsistent jusqu'à la fin du mois de juin, il n'y aura de pullulation de Pélobates que s'il s'est produit une ponte automnale. Si les mares existent encore fin juillet, cette pullulation pourra avoir lieu même s'il n'y a eu que la ponte de printemps.

La pluviosité au cours du premier semestre de l'année est capitale pour le maintien en eau des lieux de ponte; elle est en moyenne de 261,4 mm (moyenne calculée sur vingt-et-un ans, de 1945 à 1966). Or :

— en 1951 (année de l'observation de PETIT et DELABIE), il est tombé 322,4 mm d'eau au cours du premier semestre;

— en 1956 (année de l'observation de PETIT et LOMOND), il est tombé 352,1 mm d'eau au cours de ce même semestre;

— en 1966 (année au cours de laquelle nous avons observé quelques métamorphoses), il est tombé 194,1 mm au cours du premier semestre; l'automne précédent — le plus humide depuis le début des observations météorologiques à Perpignan en 1850 — avait donné aux mares un volume d'eau exceptionnel, mais celui-ci n'a pas été suffisant pour maintenir les mares inondées jusqu'au mois de juillet.

Nous pensons que la reproduction du Pélobate, très massive certaines années, nulle certaines autres, suffit en moyenne à une survie de l'espèce dans notre pays. Cependant, nos stations, actuellement mares temporaires, étaient, il y a quelques siècles, d'authentiques petits étangs et il est possible que nous soyons en face de processus transitoires, conduisant à la disparition progressive de cet Amphibien. Les prélèvements dans les nappes phréatiques supérieures, liés à l'alimentation des villages du littoral et à l'amélioration des procédés d'arrosage (arrosage par aspersion) vont certainement dans le sens d'une accélération de ce processus. Il est probable également que les produits chimiques déversés dans les mares dans le cadre des opérations de « démoustication » et d'assainissement contribuent à hâter la disparition du Pélobate dans nos régions, non seulement par action directe sur les têtards ou les adultes, mais aussi par action indirecte due à la raréfaction des insectes.

Nous n'avons pas observé la reproduction du Pélobate dans des mares pérennes, qui sont absentes de notre région, mais il est probable que la reproduction du Pélobate n'y rencontrerait pas les aléas que nous venons d'exposer. Signalons que dans un lot de têtards (nés en novembre 1965) transportés dans un bassin de plein air et pourvus de nourriture, la métamorphose s'est échelonnée depuis le début de l'été 1966 jusqu'à l'hiver de la même année.

En résumé, la biologie et le comportement de *P. cultripes* présentent dans nos régions un ensemble de particularités en relation évidente avec le type de biotopes qui lui sont offerts et avec les irrégularités du régime pluviométrique méditerranéen. Le développement très lent des têtards de cette espèce les rend particulièrement dépendants des facteurs mésologiques d'ordre climatique.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

HYLA MERIDIONALIS

La Rainette est un Amphibien très répandu dans la plaine du Languedoc-Roussillon, principalement au voisinage des mares temporaires, des canaux d'irrigation, des prés inondables du littoral. Elle se reproduit dans les mares, les canaux d'irrigation à courant très réduit, les prés inondés, les bassins d'arrosage, les citernes.

L'hibernation des Rainettes commence vers le mois d'octobre, mais se termine très tôt, souvent à la mi-février. Au début de mars, les mâles commencent leur chant au cours des nuits les moins froides (et surtout exemptes de vent du Nord). Nous avons recueilli les pontes les plus précoces le 25 mars et les plus tardives le 15 mai. On doit en conclure que chez *H. meridionalis*, la période de ponte est très étalée, contrairement à ce qui se passe chez la Grenouille rousse et le Pélobate. Le développement dure deux mois environ et les têtards se métamorphosent principalement pendant le mois de juin, de sorte que dans les stations à mise en eau temporaire (Saint-Estève, San Clemente), ce phénomène intervient au moins partiellement avant le dessèchement. En général, on rencontre les premières Rainettes venant de se métamorphoser vers le début du mois de juin, en même temps que d'autres Amphibiens à développement rapide, tels que Pélodyte ou Discoglosse.

La Rainette paraît donc adaptée à des biotopes assez divers dans lesquels elle est peu contingente des irrégularités climatiques, grâce à la brièveté du développement larvaire.

Source : MNHN, Paris

TROISIÈME PARTIE

DIGENEA

Nous avons rencontré cinq espèces de Digenea parasitant *R. temporaria* dans notre région. Par contre, nous n'avons jamais rencontré de Digenea chez *P. cultripes* et *H. meridionalis.*

Nos recherches sur les Digènes s'adressent à chacune des cinq espèces de Digènes de *R. temporaria,* que nous indiquons ci-dessous, avec leur position taxonomique.

Digenea Van Beneden, 1858.
Prosostomata Odhner, 1905.

Plagiorchiidae Ward, 1917;
Opisthioglyphinae R. Ph. Dollfus, 1949;
Opisthioglyphe rastellus (Olsson, 1876) Looss, 1907, parasite du tube digestif (duodénum).

Plagiorchiidae Ward, 1917;
Plagiorchiinae Pratt, 1902;
Haplometra cylindracea (Zeder, 1800) Looss, 1899, parasite des poumons.

Haematoloechidae Odening, 1964;
Haematoloechinae Teixeira de Freitas et Lent, 1939;
Haematoloechus pyrenaicus Combes, 1965, parasite des poumons.

Gorgoderidae Looss, 1901;
Gorgoderinae Looss, 1899;
Gorgodera euzeti Lees et Combes, 1967, parasite de la vessie urinaire.

Gorgoderidae Looss, 1901;
Gorgoderinae Looss, 1899;
Gorgoderina vitelliloba (Olsson, 1876) Looss, 1902, parasite de la vessie urinaire.

Chacune de ces espèces fait l'objet dans les pages qui suivent :

— d'une brève discussion critique sur sa position systématique;
— d'un rappel de sa distribution géographique et des hôtes connus;
— d'une description morphologique et anatomique.

Chacune également est figurée :

— sous la forme d'un dessin représentant de manière classique l'aspect de l'animal en vue ventrale;

— sous la forme d'un schéma représentant les rapports exacts des différents organes entre eux et notamment leurs positions relatives dans le corps. Ces schémas ont été construits d'après l'étude approfondie de coupes histologiques, transversales et longitudinales; ils représentent également les animaux en vues ventrales.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

DESCRIPTION DES ESPÈCES

OPISTHIOGLYPHE RASTELLUS (Olsson, 1876) Looss, 1907

Opisthioglyphe rastellus a été décrit par Olsson (1876), sous le nom de *Distoma rastellus*, d'après des exemplaires recueillis chez *Rana temporaria* L. et *Bufo vulgaris* Laur.

Looss (1907) place l'espèce dans le genre *Opisthioglyphe* Looss, 1899. Perkins (1928), se fondant sur la position de la poche du cirre, propose pour cette espèce la création du genre *Lecithopyge*. Ce statut est contesté par Travassos (1930) qui transfère l'espèce dans le genre *Dolichosaccus* Johnston, 1912. Cette manière de voir est acceptée par plusieurs auteurs, au nombre desquels Dawes (1946), Yamaguti (1958) et Skrjabin (1964). Mais Dollfus (1949, 1957, 1960) s'élève vivement contre l'initiative de Travassos et note que la diagnose du genre *Dolichosaccus* ne convient nullement à l'espèce *rastellus*; il souligne, en outre, que les espèces authentiques du genre *Dolichosaccus* sont exclusivement australiennes. Dollfus (1949) propose de considérer comme sous-genre le genre *Lecithopyge* de Perkins; le statut de l'espèce devient alors *Opisthioglyphe* (*Lecithopyge*) *rastellus* (P. Olsson, 1876) Looss, 1907. Nous renvoyons aux travaux de Dollfus pour la discussion de ce problème, et adoptons la position de cet auteur.

Il faut ajouter que Perkins (1928) a divisé l'espèce en trois sous-espèces (*O. rastellus rastellus*, *O. rastellus subulatum*, *O. rastellus cylindriforme*) d'après les dimensions de la poche du cirre et des œufs. Dawes (1946) considère que la variation considérable de certains caractères de l'espèce rend fragiles les distinctions de Perkins. Bien que les caractères moyens de nos spécimens les rapprochent de la sous-espèce *subulatum*, nous pensons qu'il importerait de multiplier les documents d'origine géographique différente, pour faire la part exacte de la variation individuelle (ou même saisonnière en ce qui concerne la poche du cirre) et d'éventuelles races géographiques authentiques.

O. rastellus est connu de Suède (Olsson 1876), d'Angleterre (Looss, 1907; Lees, 1962), de Suisse (André, 1912), de France (Joyeux et Baer, 1927; Dollfus, 1961; Combes, 1964), d'Allemagne (Travassos, 1930 *b*), d'Autriche (Travassos, 1930 *b*), de Pologne (Sandner, 1949; Grossman et Sandner, 1953; Grabda, 1956; Szulc, 1962), de Tchécoslovaquie (Prokopic, 1957), d'Albanie (Prokopic, 1960), d'U.R.S.S. (Markov et Rogoza, 1949; Mazurmovitch, 1951; Golikova, 1960).

Les hôtes connus sont *R. temporaria* (le plus courant), *B. bufo*, *R. terrestris*, *R. ridibunda*, *R. esculenta*, *B. variegata*.

Description

Les dimensions sont données d'après 50 individus mûrs montés en préparations *in toto*.

Corps (fig. 3) :

Sur le vivant, le corps est allongé, un peu aplati dorso-ventralement, déformable; il est en couleur jaune citron clair (surtout chez le jeune), ou rose clair, ou incolore; les deux extrémités sont semblablement rétrécies chez le jeune, tandis que chez les individus âgés, l'extrémité postérieure est légèrement plus effilée.

Les dimensions du corps sont les suivantes :

— longueur : 1,30 à 3,90 mm (moyenne 2,50);
— largeur : 0,45 à 1,14 mm (moyenne 0,87);
— épaisseur : 0,20 à 0,50 mm (moyenne 0,39).

Cuticule :

Elle est mince (3 μ) et partiellement spinulée : la spinulation décroît d'avant en arrière régulièrement et disparaît totalement au niveau du tiers postérieur de l'animal. Ces épines mesurent 4 à 5 μ de longueur.

Source : MNHN, Paris

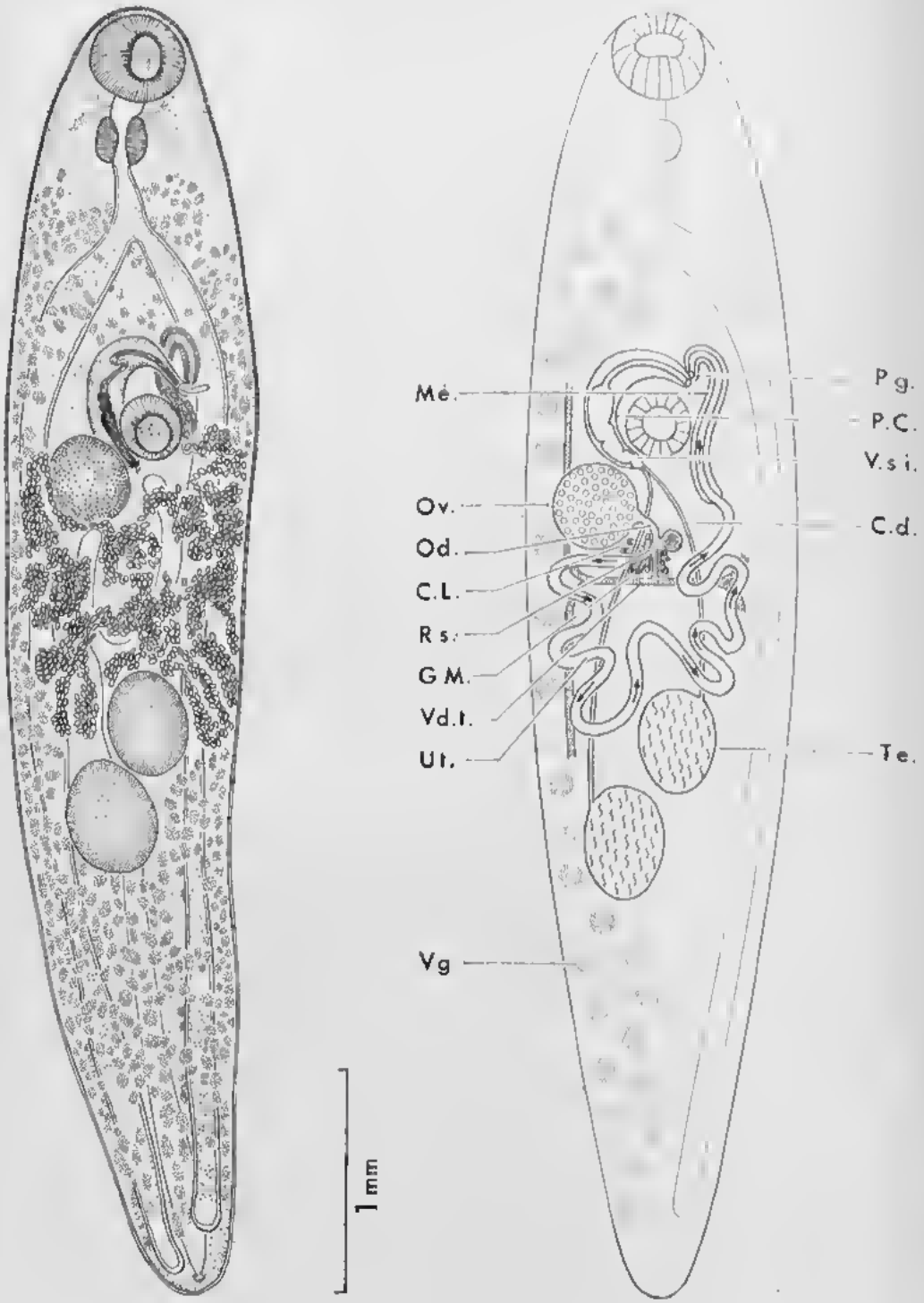


FIGURE 3

Opisthioglyphe rastellus (Olsson, 1876)

Abréviations : voir page 12

Source : MNHN, Paris

Ventouses :

Elles sont circulaires et la ventouse ventrale est finement papilleuse.

La ventouse orale est subterminale; elle a un diamètre de 171 à 400 μ (moyenne 280).

La ventouse ventrale est située au niveau du tiers antérieur du corps : elle a un diamètre de 114 à 274 μ (175).

La distance entre les deux ventouses varie de 306 à 1.072 μ (730). Le rapport VO/VV est égal à 1,6 en moyenne.

Les parasites sont fixés avec solidité aux villosités intestinales.

Appareil digestif :

La cavité buccale est prolongée par un prépharynx de 80 μ environ.

Le pharynx, sub-sphérique, mesure de 170 à 220 μ (198).

L'œsophage est court (250 μ).

Les caecums sont peu sinueux et de calibre régulier (160 μ). Ils se terminent pratiquement à l'extrémité du corps, l'un des deux étant toujours légèrement plus long que l'autre. On n'y voit pas de globules sanguins en cours de digestion.

Appareil reproducteur femelle :

L'ovaire, pré-testiculaire, est situé latéralement dans la zone immédiatement post-acétabulaire; il a une forme sub-sphérique, des bords réguliers; il mesure de 80 à 297 μ (174) sur 70 à 251 μ (160).

L'oviducte, court, prend naissance sur le bord « interne » de l'ovaire.

Le canal de Laurer est court.

Le réceptacle séminal est situé au voisinage de l'ovaire; il est sphérique et très réduit.

Les glandes de Mehlis sont normalement développées autour de l'ootype.

Les vitellogènes sont formés de follicules petits et de taille irrégulière, répartis depuis le niveau de l'œsophage jusqu'au voisinage de l'extrémité postérieure, dans les régions intracæcale et extracaecale. Ils sont réunis à un système de vitelloductes dont les troncs principaux ont la disposition classique : deux vitelloductes longitudinaux, deux vitelloductes transverses, un court vitelloducte médian aboutissant à l'ootype.

L'utérus, post-ovarien, va de l'ootype au pore génital; l'ensemble de l'utérus (à l'exception de la partie terminale) forme de nombreuses sinuosités, à peu près contenues dans l'espace compris entre l'ovaire et les testicules. La branche descendante est située côté ovaire, la branche ascendante côté opposé; celle-ci se termine par un métraterme net, avec fibrilles musculaires et glandes unicellulaires. Le métraterme débouche au pore génital commun, qui est situé ventralement, juste en avant du bord antérieur de l'acétabulum, mais toujours un peu à côté du plan de symétrie.

Les œufs ont une couleur jaune paille à brun très clair; le clapet d'ouverture est bien visible. Ils mesurent de 34 à 41 μ (39) sur 20 à 26 μ (23).

Appareil reproducteur mâle :

Les testicules sont disposés en diagonale au niveau du tiers postérieur du corps; ils sont sub-sphériques, exceptionnellement un peu allongés dans le sens de l'axe de l'animal, de contour régulier. Les deux testicules sont de taille très voisine :

Testicule antérieur :

— longueur, 126 à 354 μ (235);
— largeur, 126 à 400 μ (251).

Testicule postérieur :

— longueur, 120 à 411 μ (266),
— largeur, 126 à 411 μ (249).

Les canaux déférents prennent naissance sur le bord antérieur des testicules, un peu vers l'« extérieur ». Ils aboutissent individuellement à l'extrémité postérieure de la poche du cirre.

Il n'y a pas de vésicule séminale externe.

La poche du cirre, grande, est courbée autour de l'acétabulum; son extrémité postérieure est située un peu en arrière du bord postérieur de l'acétabulum. Elle mesure 251 à 537 μ (366) sur 80 à 149 μ (126). Elle renferme une vésicule interne contournée, des glandes prostatiques et un cirre évaginable, fin, cylindrique, ni épineux, ni ponctué. Sur les préparations *in toto,* le cirre est souvent partiellement évaginé.

Appareil excréteur :

La vessie est visible sur certaines préparations *in toto*; elle est du type en Y, avec bifurcation au niveau du bord antérieur du testicule le plus antérieur et sommet des branches au niveau de l'ovaire. Le pore excréteur est postérieur, médian, subterminal dorsal.

Source : MNHN, Paris

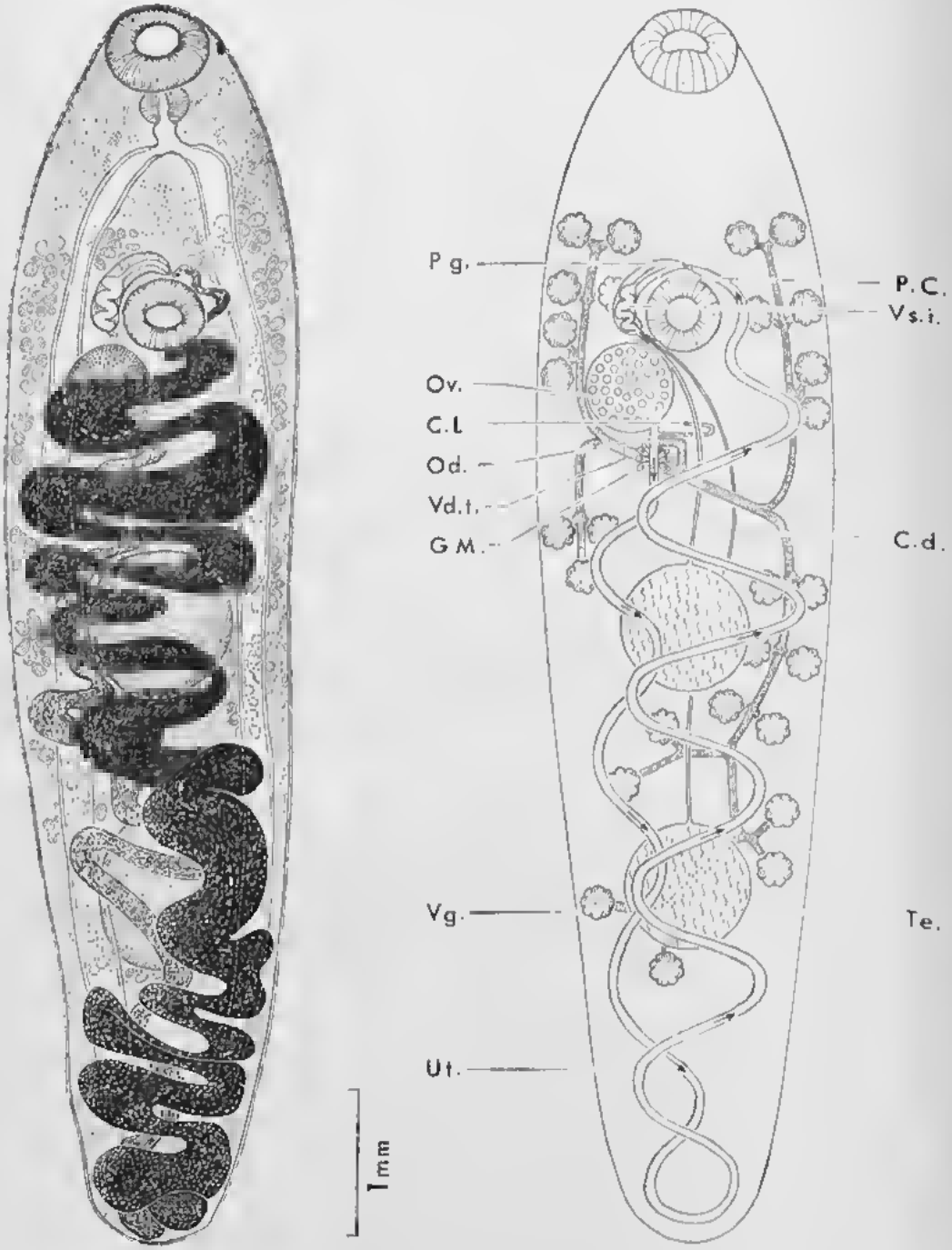


FIGURE 4

Haplometra cylindracea (Zeder, 1800)

Abréviations : voir page 12

Source : MNHN, Paris

HAMOPLETRA CYLINDRACEA (Zeder, 1800) Looss, 1899

Le genre *Haplometra* Looss, 1899 comprend deux espèces :

H. cylindracea (Zeder, 1800) Looss, 1899.
H. brevicaeca Timon-David, 1961.

H. brevicaeca se distingue par la brièveté constante des caecums digestifs, ceux-ci étant toujours plus longs chez *H. cylindracea*, encore que d'extension assez variable (voir Travassos, 1930).

Une sous-espèce, *H. cylindracea allometra* Baer, 1932 a été caractérisée par des cæcums longs et des vitellogènes ne dépassant pas vers l'avant le niveau de la bifurcation intestinale, tandis que les vitellogènes peuvent s'étendre jusqu'au niveau du pharynx chez des exemplaires de Travassos.

Selon Dawes (1946), *H. cylindracea* serait le Trématode d'Amphibien le plus ancien connu puisqu'il aurait été découvert en 1737 par Swammerdam et cité dans son traité « *Biblia naturae sive historia insectorium...* »

On trouvera dans Travassos (1930 *a*), p. 164, la liste des auteurs qui ont signalé ou étudié ce Trématode jusqu'à cette date, liste à laquelle on doit ajouter André (1913).

Postérieurement à 1930, Baer (1932), Olsen (1937), Lopez-Neyba (1947), Sandner (1949), Markov et Rogoza (1949, 1953 et 1955), Mazurmovitch (1951), Grossman et Sandner (1953), Grabda (1956), Prokopic (1957 et 1960), Lees et Bass (1960), Golikova (1960), Lees (1962), Combes (1964) ont donné des précisions systématiques ou faunistiques pour l'espèce (au point de vue physiologique, on trouvera une bibliographie dans Timon-David, 1961).

Ces mentions assignent à *H. cylindracea* une répartition pan-européenne.

Il a été signalé chez *R. temporaria* (hôte le plus courant), *R. esculenta*, *R. ridibunda*, *R. arvalis*, *B. viridis*.

Description

Les dimensions sont données d'après 10 individus mûrs montés en préparations *in toto*.

Corps (fig. 4) :

Il est allongé, arrondi aux extrémités, de section transversale circulaire, peu déformable et relativement peu mobile sur le vivant.

Les dimensions sont les suivantes :

— longueur : 7,60 à 9,65 mm (moyenne : 8,45);
— largeur : 2,05 à 2.20 mm (moyenne : 2,16);
— épaisseur : 1,85 à 2,10 mm (moyenne : 2,00).

Cuticule :

Elle est mince (4 μ) et spinulée : la spinulation décroît d'avant en arrière. Les épines sont de plus en plus rares à partir de la mi-longueur de l'animal et disparaissent totalement au voisinage de l'extrémité postérieure. Les épines mesurent 5 à 6 μ de longueur.

Ventouses :

Elles sont circulaires et non papilleuses.

La ventouse orale, subterminale, a un diamètre de 570 à 840 μ (720).

La ventouse ventrale est située au niveau du quart ou du cinquième antérieur du corps; elle a un diamètre de 460 à 610 μ (500).

La distance entre les deux ventouses varie de 1.800 à 2.500 μ (2.060).

Le rapport VO/VV est égal à 1,4 en moyenne.

Appareil digestif :

Il n'y a pas de prépharynx. Le pharynx, subsphérique, mesure de 320 à 360 μ (340) de diamètre. L'œsophage est très court (220 μ).

Les caecums s'étendent sur les côtés du corps; ils sont peu sinueux et de calibre régulier (280 μ). Ils n'atteignent pas l'extrémité postérieure du corps : la distance terminaison des caecums-extrémité postérieure est égale en moyenne à 800 μ, soit le dixième approximativement de la longueur du corps (contre un cinquième à un quart chez *H. brevicaeca*).

Appareil génital femelle :

L'ovaire est situé latéralement, juste en arrière de la ventouse ventrale. Il est sphérique, de contour régulier. Son diamètre est de 477 à 535 μ (510).

Source : MNHN, Paris

L'oviducte est très court (35 μ).

Le canal de Laurer est présent : il forme une boucle avant d'aboutir à un pore médio-dorsal, visible uniquement sur coupes sériées.

Il n'y a pas de réceptacle séminal; sur coupes sériées, le début de l'utérus se montre toujours bourré de spermatozoïdes; il joue manifestement le rôle de réceptacle.

La glande de Mehlis est présente autour de l'ootype.

Les vitellogènes se présentent sous la forme de rosettes comprenant une vingtaine de follicules chacun. Chaque rosette possède un court canal relié à un système de vitelloductes dont la disposition s'apparente au système classique (3 vitelloductes longitudinaux, 2 vitelloductes transverses, 1 vitelloducte médian). Cependant, nous avons eu la surprise de constater que *cet appareil vitellin est fortement dissymétrique*, la moitié postérieure de chaque vitelloducte longitudinal recevant *d'un côté 12 rosettes* (groupées par paires) et *l'autre 3 seulement*. Cette étonnante disposition est nette et constante chez tous nos exemplaires.

D'après nos recherches bibliographiques et l'examen de tous les dessins, aussi détaillés fussent-ils, qui paraissent avoir été donnés pour ce Trématode — le plus ancien connu d'Amphibien, avons-nous rappelé — cela ne semble pas avoir été signalé.

Nous ne pensons pas que cette disposition soit l'indice que nous ayons affaire à une espèce inconnue, car, dans tous les dessins en question, il est impossible de découvrir la topographie précise des vitelloductes, donc de baser sur ce caractère une quelconque diagnose différentielle.

Les moitiés antérieures des vitelloductes longitudinaux sont symétriques et reçoivent le même nombre de rosettes (3) de chaque côté.

L'utérus occupe une place très importante; la branche descendante et la branche ascendante, toutes deux de fort calibre, décrivent de larges sinuosités entre les autres organes ou autour d'eux, de sorte qu'elles parviennent à les dissimuler plus ou moins complètement. La branche ascendante aboutit au pore génital commun qui est ventral, médian, immédiatement pré-acétabulaire.

Les œufs sont de couleur brun clair à brun foncé dans la branche descendante, ils deviennent brun très foncé à presque noir dans la branche ascendante. Ils possèdent un clapet d'ouverture. Ils mesurent de 33 à 40 sur 17 à 23 μ.

Appareil reproducteur mâle :

Les testicules sont disposés l'un derrière l'autre; le testicule le plus antérieur est situé au niveau de la mi-longueur du corps ou un peu en arrière de ce niveau. Chez les exemplaires jeunes, les deux testicules sont au contact, ou presque, l'un de l'autre; chez les exemplaires plus âgés, à utérus fortement gravide, ils sont plus ou moins séparés par les circonvolutions de cet organe.

Ils sont sphériques et de contour régulier. Leur diamètre est :

Testicule antérieur : 840 à 1.110 μ (940);
Testicule postérieur : 860 à 1.148 μ (960).

Les canaux déférents prennent naissance à l'avant des testicules et rejoignent individuellement l'extrémité postérieure de la poche du cirre. Il n'y a pas de vésicule séminale externe.

La poche du cirre est située sur le côté de l'acétabulum qu'elle contourne. Ses dimensions sont modestes (800 sur 260 μ en moyenne) et son extrémité postérieure ne dépasse guère le bord postérieur de l'acétabulum (comme c'est le cas chez certains des exemplaires étudiés par Travassos). Elle renferme une vésicule séminale interne, des glandes prostatiques et un cirre évaginable.

Appareil excréteur :

La vessie, visible uniquement sur les coupes sériées, est du type en Y. La bifurcation a lieu à mi-chemin entre le testicule antérieur et l'ovaire; le sommet des branches, qui sont très courtes, est situé au niveau de l'ootype.

HAEMATOLOECHUS PYRENAICUS Combes, 1965

H. pyrenaicus a été décrit par nous-mêmes (1965), d'après des exemplaires recueillis chez *R. temporaria* et *B. bufo*.

Description

Les dimensions sont données d'après 45 individus mûrs montés en préparations *in toto*.

Corps (fig. 5) :

Sur le vivant, le corps est allongé, aplati dorso-ventralement, très déformable, surtout dans la région antérieure qui peut s'étirer jusqu'à devenir presque filiforme. Sur les préparations *in toto* (animaux fixés en état de légère compression), le corps présente un aspect en lancette caractéristique : les deux extrémités sont effilées régulièrement, l'extrémité postérieure étant à peine plus élargie que l'extrémité antérieure.

Les dimensions du corps sont les suivantes (longueur et largeur mesurées sur des préparations *in toto*; épaisseur sur coupes transversales et longitudinales sériées) :

— longueur : 7,60 à 13,70 mm (moyenne 10,10),
— largeur : 1,80 à 3,20 mm (moyenne 2,30),
— épaisseur : 0,50 à 0,90 mm (moyenne 0,70).

Source : MNHN, Paris

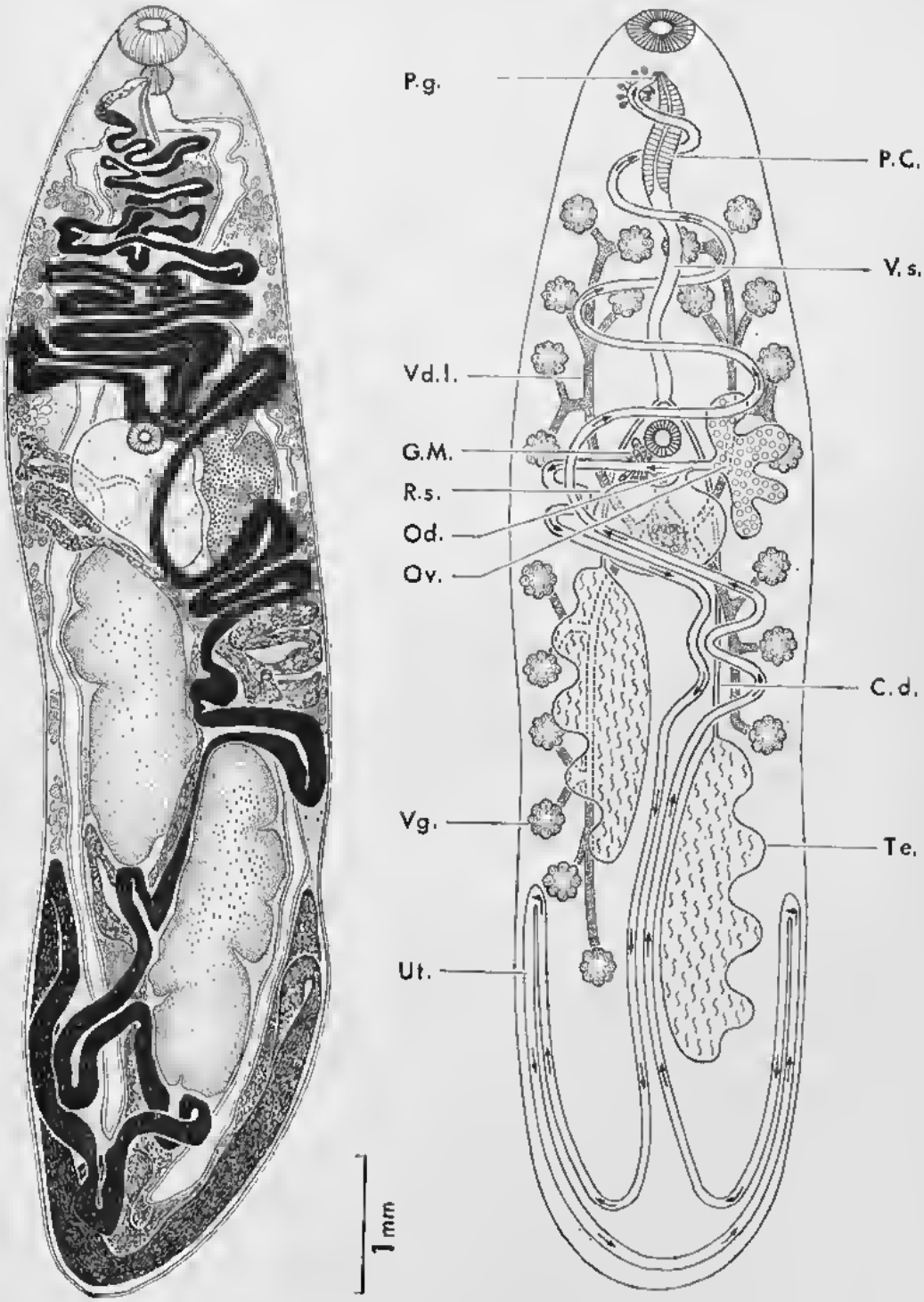


FIGURE 5

Haematoloechus pyrenaicus (Combes, 1965)

Abréviations : voir page 12

Source : MNHN, Paris

Cuticule

Mince (4 à 5 μ), lisse; aucune spinulation n'a été constatée, ni sur le vivant, ni sur les préparations *in toto*, ni sur les coupes histologiques.

Ventouses :

Elles sont circulaires et non papilleuses.

La ventouse orale est subterminale; son diamètre est de 390 à 670 μ (moyenne : 480 μ).

La ventouse ventrale est située un peu en arrière du tiers antérieur du corps; son diamètre est de 260 à 430 μ (320).

La distance entre les deux ventouses varie de 2,76 à 4,98 mm (3,41). Le rapport VO/VV est égal à 1,50 en moyenne; il varie peu autour de ce chiffre; le rapport le plus bas que nous ayons observé est égal à 1,36, le plus haut à 1,72. Sur le vivant, nous avons constaté que les parasites se fixent très faiblement à la paroi pulmonaire et se laissent extraire avec le plus grande facilité.

Appareil digestif :

Il n'existe pas de prépharynx. Le pharynx a un diamètre transversal de 190 à 240 μ (220) et un diamètre antéro-postérieur de 160 à 230 μ (200). L'œsophage est court (250 μ environ), étroit (70 μ).

Les caecums s'étendent sur les côtés du corps, en suivant un tracé sinueux dû à la présence des autres organes (testicules, utérus); leur calibre est peu variable (140 à 200 μ) sauf à leur extrémité où ils se dilatent légèrement. Ils se terminent à environ 1 mm de l'extrémité postérieure du corps, mais ils ont rarement la même longueur; l'un des deux, soit le gauche, soit le droit, s'approche généralement davantage de l'extrémité du corps que son voisin. Ils sont toujours bourrés de globules sanguins en cours de digestion.

Appareil reproducteur femelle :

L'ovaire est situé juste en arrière de la ventouse ventrale, latéralement, soit dans la moitié droite, soit dans la moitié gauche du corps. Cette variation ne nous paraît obéir à aucune statistique précise; sur 45 individus nous en avons noté 26 avec l'ovaire à gauche et 19 avec l'ovaire à droite. La longueur de l'ovaire varie de 1.100 à 1.300 μ (moyenne : 1.180), sa largeur, de 570 à 650 μ (610). Il est profondément lobé sur son bord externe, presque régulier sur son bord interne; le nombre des lobes varie de 2 à 10; la profondeur des entailles dépasse la moitié de la largeur de l'organe.

L'oviducte, court et étroit, prend naissance dans la région interne de l'ovaire.

Les coupes sériées ne nous ont pas permis de mettre en évidence un canal de Laurer. Cela est en accord avec les indications données par Odening (1958) pour l'ensemble des *Haematulochidae*, mais non avec le travail de Ebrahimzadeh (1966) qui a observé un canal de Laurer de nature cuticulaire chez *Haematolocchus variegatus* Looss, 1899.

Le réceptacle séminal est très développé (jusqu'à 1.200 sur 920 μ); il est situé au même niveau que l'ovaire, dans le côté opposé du corps, mais s'avance ventralement au-dessous de lui. Sur les coupes sériées, on observe, du côté dorsal, le canal du réceptacle séminal, très court (20 μ) et étroit (3 μ).

La glande de Mehlis est bien développée; elle est située au voisinage de l'ovaire, à peu près dans le plan de symétrie du corps.

Les vitellogènes se présentent sous forme de groupes (ou rosettes) de follicules qui sont situés à droite et à gauche du corps, dorsalement, entre les limites suivantes : vers l'avant, ils s'approchent jusqu'à 1 mm environ de la ventouse buccale; vers l'arrière, ils se terminent au niveau du milieu du testicule postérieur. Ces limites peuvent être légèrement dépassées, mais il n'existe jamais de vitellogènes dans l'espace post-testiculaire.

La disposition des vitelloductes est très particulière et constante : le schéma fondamental (2 vitelloductes longitudinaux, 2 vitelloductes transverses, 1 vitelloducte médian) est classique, mais la partie postérieure des vitelloductes longitudinaux *ne reçoit pas le même nombre de rosettes de chaque côté* : du côté opposé à l'ovaire, il y a 3 groupes de 2 rosettes, donc 6 rosettes au total; du côté de l'ovaire, il y a seulement 3 rosettes isolées. La région antérieure de l'appareil vitellin est symétrique : 3 groupes de 2 rosettes de chaque côté. Il y a donc un total de 21 rosettes de follicules. Cette disposition, qui nous avait échappé en partie lors de notre description initiale, ne semble pas avoir été mentionnée chez les autres espèces du genre. Une pareille dissymétrie n'est pas sans rappeler celle que nous avons mise en évidence chez *H. cylindracea*.

L'utérus occupe un volume très important : il possède une branche descendante et une branche ascendante, qui forment de très nombreuses boucles, en particulier dans la région post-testiculaire; il existe, d'une manière constante, des boucles utérines extra-caecales qui remontent depuis l'extrémité postérieure jusqu'au niveau du milieu du testicule postérieur; dans quelques cas, ces boucles extra-caecales atteignent le niveau du bord antérieur du testicule postérieur, mais elles ne le dépassent jamais vers l'avant. L'utérus aboutit au pore génital commun qui est ventral, médian, situé exactement au niveau du bord antérieur du pharynx.

Les œufs sont de couleur brun clair à brun foncé presque noir. La limite du clapet d'ouverture est bien visible. Ils mesurent de 22 à 25 μ (23) sur 14 à 17 μ (16).

Source : MNHN, Paris

Appareil reproducteur mâle :

Les testicules sont disposés en diagonale dans la région située en arrière de la ventouse ventrale; l'un des testicules est toujours nettement décalé en avant par rapport à l'autre; si l'ovaire est à gauche du corps, c'est le testicule droit qui est en avant; si l'ovaire est à droite, c'est le testicule gauche.

Les deux testicules sont allongés dans le sens de l'axe de l'animal et leur longueur est toujours supérieure au double de leur largeur. Le testicule postérieur est toujours le plus développé.

Testicule antérieur :

— longueur, 1.800 à 4.170 μ (2.220);
— largeur, 610 à 1.570 μ (930).

Testicule postérieur :

— longueur, 1.990 à 4.670 μ (2.680);
— largeur, 570 à 1.300 μ (840).

Les testicules sont lobés, principalement sur leur bord externe (le bord interne est soit lisse, soit faiblement lobé). Le nombre des lobes varie de 3-4 à plus de 15; il dépasse 10 assez souvent. La profondeur des entailles peut atteindre la moitié de la largeur du testicule; plus généralement, elle est égale au tiers de cette largeur.

Les canaux déférents prennent naissance à l'extrémité antérieure des testicules, se dirigent vers l'avant et se jettent au même point, à l'extrémité postérieure de la vésicule séminale.

La vésicule séminale, très longue, flexueuse, s'étend depuis le niveau de l'ovaire jusqu'au niveau du pharynx, où elle rejoint la partie postérieure de la poche du cirre; son diamètre est régulier (105 μ d'après les coupes sériées).

La poche du cirre, ventrale, mesure 440 μ de longueur sur 75 μ de diamètre; elle débouche au pore génital.

Appareil excréteur :

La vessie n'est pas visible sur les individus montés *in toto*. Par contre, on l'observe très bien sur les coupes sériées. Elle forme un Y dont la branche médiane est beaucoup plus longue que les branches paires, la bifurcation se faisant au niveau du bord postérieur du réceptacle séminal. Par rapport à ce dernier, les branches paires sont en position latéro-ventrale; vers l'avant, elles se terminent à 1 mm environ du pharynx.

GORGODERA EUZETI Lees et Combes, 1967

G. euzeti a été décrit par Lees et Combes (1967), d'après des exemplaires recueillis chez *R. temporaria* et *B. bufo*.

Description

Les dimensions sont données d'après 30 individus mûrs, montés en préparations *in toto*.

Corps (fig. 6) :

Il est très allongé, aplati dorso-ventralement, extrêmement déformable sur le vivant.

Ses dimensions sont les suivantes (l'épaisseur est mesurée sur coupes sériées) :

— longueur : 3,80 à 11,50 mm (moyenne 5,9);
— largeur : 0,73 à 1,80 mm (moyenne 1,12);
— épaisseur : 0,30 (au niveau de l'ovaire) à 0,55 mm (au niveau de la ventouse ventrale).

Cuticule :

Elle est mince (4 μ) et lisse.

Ventouses :

Elles sont circulaires et légèrement papilleuses.

La ventouse orale a un diamètre de 297 à 754 μ (410).

La ventouse ventrale est approximativement située au 1/6 antérieur du corps; elle a un diamètre de 320 à 903 μ (585).

Le rapport ventousaire VO/VV est égal à 0,71.

La distance entre les ventouses (mesurée entre l'ouverture buccale et le centre de l'acétabulum) est de 630 à 1.486 μ (992).

Le rapport distance entre ventouses/longueur du corps est égal en moyenne à 0,17.

Appareil digestif :

La cavité buccale donne directement accès à l'œsophage; il n'existe pas de pharynx.

L'œsophage est court : 126 à 686 μ (440).

La bifurcation intestinale est située à peu près à mi-chemin entre les deux ventouses.

Les caecums latéraux, peu sinueux, se terminent à une distance assez variable de l'extrémité postérieure du corps.

Source : MNHN, Paris

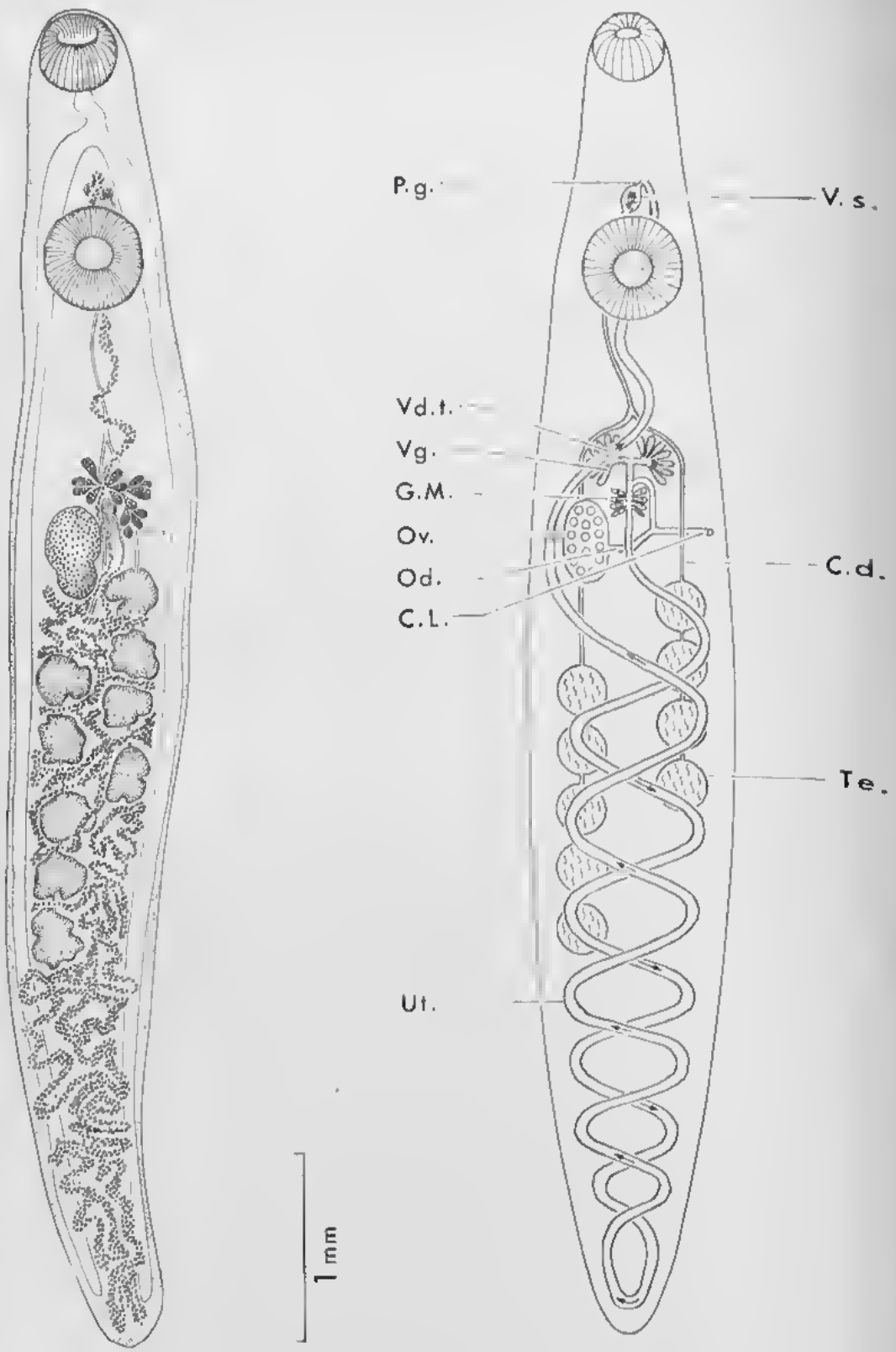


FIGURE 6

Gorgodera euzeti Lees et Combes, 1967, (en partie d'après Lees et Combes, 1967)
Abréviations : voir page 12

Source : MNHN, Paris

La distance entre l'extrémité du cæcum situé du côté de l'ovaire et l'extrémité postérieure du corps varie de 57 à 709 μ (286). La distance entre l'extrémité du cæcum situé du côté opposé à l'ovaire et l'extrémité postérieure du corps varie de 69 à 537 μ (234).

Sur coupes sériées, les cæcums, de section sub-circulaire, montrent un épithélium fortement aplati.

Appareil reproducteur femelle :

L'ovaire, de forme un peu irrégulière, est en général faiblement lobé, parfois réniforme. Il est situé juste en arrière des vitellogènes.

Son diamètre antéro-postérieur varie de 240 à 697 μ (390), son diamètre transversal de 137 à 537 μ (287).

L'oviducte mesure de 200 à 400 μ de longueur.

Les vitellogènes comprennent 6 à 9 follicules de chaque côté, le nombre 8 étant le plus courant. Ils sont situés en arrière de la ventouse ventrale, à une certaine distance de celle-ci (environ 1 mm). Chaque follicule mesure en moyenne 130 sur 80 μ. Il existe 2 vitelloductes transverses et 1 vitelloducte médian, tous très courts, aboutissant à l'ootype.

La glande de Mehlis est située entre les deux paquets de follicules vitellins, autour de l'ootype.

Le canal de Laurer, long et rectiligne, s'ouvre par un pore latéro-dorsal en arrière de la zone des vitellogènes.

La partie descendante et la partie ascendante de l'utérus forment de nombreuses sinuosités dans la région post-ovarienne. La branche ascendante se continue en avant de l'ovaire et aboutit au pore génital commun; sa partie terminale est ciliée. Le pore génital, médian, est situé entre le niveau de la bifurcation intestinale et celui du bord antérieur de l'acétabulum.

Les œufs, de couleur jaune paille, mesurent de 20 à 37 μ (moyenne 27) sur 17 à 25 μ (19). Ils sont dépourvus de clapet : les œufs de la portion terminale de l'utérus renferment des miracidiums bien formés qui s'échapperont après la ponte par éclatement de la coque; cet éclatement est consécutif à une variation de pression osmotique (passage de l'œuf, de l'urine dans l'eau du milieu extérieur).

Appareil reproducteur mâle :

Il existe 9 testicules, 5 côté ovaire, 4 côté opposé. Ce nombre peut se réduire : l'un de nos exemplaires, entièrement normal par ailleurs, présente un seul testicule, du côté opposé à l'ovaire. D'autres présentent des testicules en nombre compris entre 2 et 8.

Le testicule le plus antérieur est situé immédiatement en arrière du niveau du bord postérieur de l'ovaire. Le testicule le plus postérieur est toujours situé en avant de la terminaison des cæcums. Les deux rangées de testicules sont franchement séparées; la rangée qui comprend quatre testicules est toujours décalée vers l'avant par rapport à l'autre; dans quelques cas, la rangée de 4 testicules est même entièrement en avant de la rangée de 5 testicules.

La forme des testicules est irrégulière, surtout chez les individus jeunes; elle tend à devenir plus arrondie chez les individus âgés.

Chaque testicule mesure :

— diamètre transversal : 126 à 583 μ (303);
— diamètre antéro-postérieur : 137 à 514 μ (229).

Un canal déférent relie entre eux les testicules d'un même côté du corps. Les deux canaux se réunissent dans la région post-acétabulaire pour former un canal déférent commun qui se renfle en une vésicule séminale globuleuse située juste en avant de la ventouse ventrale. De cette vésicule s'échappe ventralement un canal très court qui aboutit au pore génital. Il n'y a pas d'appareil copulateur différencié.

Appareil excréteur :

La vessie est un tube sub-rectiligne, étroit, de section circulaire, s'étendant dorsalement depuis la région post-ovarienne jusqu'au pore excréteur; celui-ci est postérieur, sub-terminal dorsal. A l'avant, la vessie reçoit deux canaux collecteurs conformément au schéma donné pour le genre *Gorgodera* par Byrd, Venard et Reiber (1940).

GORGODERINA VITELLILOBA (Olsson, 1876) Looss, 1902

Le genre *Gorgoderina* a été divisé en deux sous-genres, d'une part par Pereira et Cuocolo (1940), d'autre part par Piculevsky (1953), puis en trois sous-genres par Fernandes (1958).

Pereira et Cuocolo distinguent les sous-genres *Gorgoderina* et *Neogorgoderina*; le premier de ces sous-genres possède des vitellogènes à lobes parfaitement libres, le second possède des vitellogènes à lobes compacts ou superficiellement lobés.

Piculevsky distingue les sous-genres *Gorgoderina* et *Gorgorimma;* le premier a des

Source : MNHN, Paris

vitellogènes très éloignés de l'acétabulum; le second très rapprochés ou au contact de l'acétabulum.

Fernandes (1958) a ajouté aux sous-genres de Pigulevsky, le sous-genre *Metagorgoderina*, caractérisé par des acini vitellins totalement individualisés. Cet auteur a résumé dans des tableaux les caractéristiques des espèces connues en 1958.

L'espèce *vitelliloba* se placerait dans le sous-genre *Gorgoderina* de Pereira et Cuocolo, dans le sous-genre *Gorgoderina* également de Pigulevski ou de Fernandes.

Nous renvoyons à Dollfus (1958), p. 553 à 556, pour une discussion critique de ces divisions taxonomiques.

G. vitelliloba est une des deux espèces européennes du genre, la seconde étant *G. skjabini* Pigulevsky, 1953. *G. vitelliloba* est connue du Nord de l'Europe (Suède, Allemagne, Pologne, U.R.S.S.) de Grande-Bretagne, de France, également d'Asie (Sibérie) et Afrique (Maroc).

Description

Les dimensions sont données d'après 20 individus mûrs montés en préparations *in toto*.

Corps (fig. 7) :

Très allongé, aplati dorso-ventralement, il est très déformable sur le vivant.

Ses dimensions sont les suivantes (l'épaisseur est mesurée sur coupes sériées) :

— longueur : 4,60 à 11,95 mm (7,20);
— largeur : 0,86 à 1,82 mm (1,25);
— épaisseur : 0,30 mm au niveau de l'ovaire à 0,60 mm au niveau de la ventouse ventrale.

Cuticule :

Elle est mince (3 μ) et lisse.

Ventouses :

Elles sont circulaires et finement papilleuses.

La ventouse orale a un diamètre qui varie de 389 à 700 μ (490).

La ventouse ventrale est située approximativement au niveau du 1/6 antérieur de l'animal; son diamètre varie de 514 à 1.050 μ (820).

Le rapport ventousaire VO/VV est égal à 0,60 en moyenne.

La distance entre les ventouses est de 910 à 2.060 μ (1.257).

Le rapport distance entre ventouses/longueur du corps est approximativement de 0,18.

Appareil digestif :

La cavité buccale donne directement accès à l'œsophage; il n'existe pas de pharynx.

L'œsophage est court : 331 à 629 μ (405).

La bifurcation intestinale est plus proche de la ventouse orale que de la ventouse ventrale sur la majorité des individus.

Les cæcums latéraux, peu sinueux, sont de calibre assez régulier : 80 à 160 μ (119). Ils se terminent à peu de distance de l'extrémité postérieure du corps : 229 à 1.030 μ (556).

Appareil reproducteur femelle :

L'ovaire est grossièrement sphérique, de contour peu irrégulier, jamais lobé. Il mesure de 286 à 651 μ (450) sur 207 à 411 μ (370).

L'oviducte est long, l'ootype (situé entre les vitellogènes) se trouvant nettement en avant de l'ovaire.

Les vitellogènes forment deux masses lobées qui prennent place loin en arrière (1 à 1,2 mm) de l'acétabulum. Chaque masse comprend de 2 à 7 lobes; ces lobes sont profonds, mais les follicules ainsi formés ne sont pas parfaitement distincts à leur base; 2 vitelloductes transverses et 1 vitelloducte médian aboutissent à l'ootype.

La glande de Mehlis se trouve autour de l'ootype, entre les deux masses de l'appareil vitellin.

Le canal de Laurer, long, prend naissance sur l'oviducte à mi-chemin entre l'ovaire et l'ootype.

L'utérus est très développé; ses branches descendante et ascendante forment des sinuosités irrégulières et serrées les unes contre les autres, dans toute la région post-ovarienne. En avant de l'ovaire, la branche ascendante forme encore quelques sinuosités, dont la dernière aboutit au pore génital; la partie terminale de l'utérus a une lumière ciliée. Le pore génital, ventral et médian, est situé juste en avant de l'acétabulum.

Les œufs de couleur jaune-paille à brun clair, mesurent de 25 à 33 μ (moyenne 31) sur 16 à 22 μ (19). Ils sont dépourvus de clapet (l'éclosion se fait dans les mêmes conditions que chez *G. euzeti*).

Source : MNHN, Paris

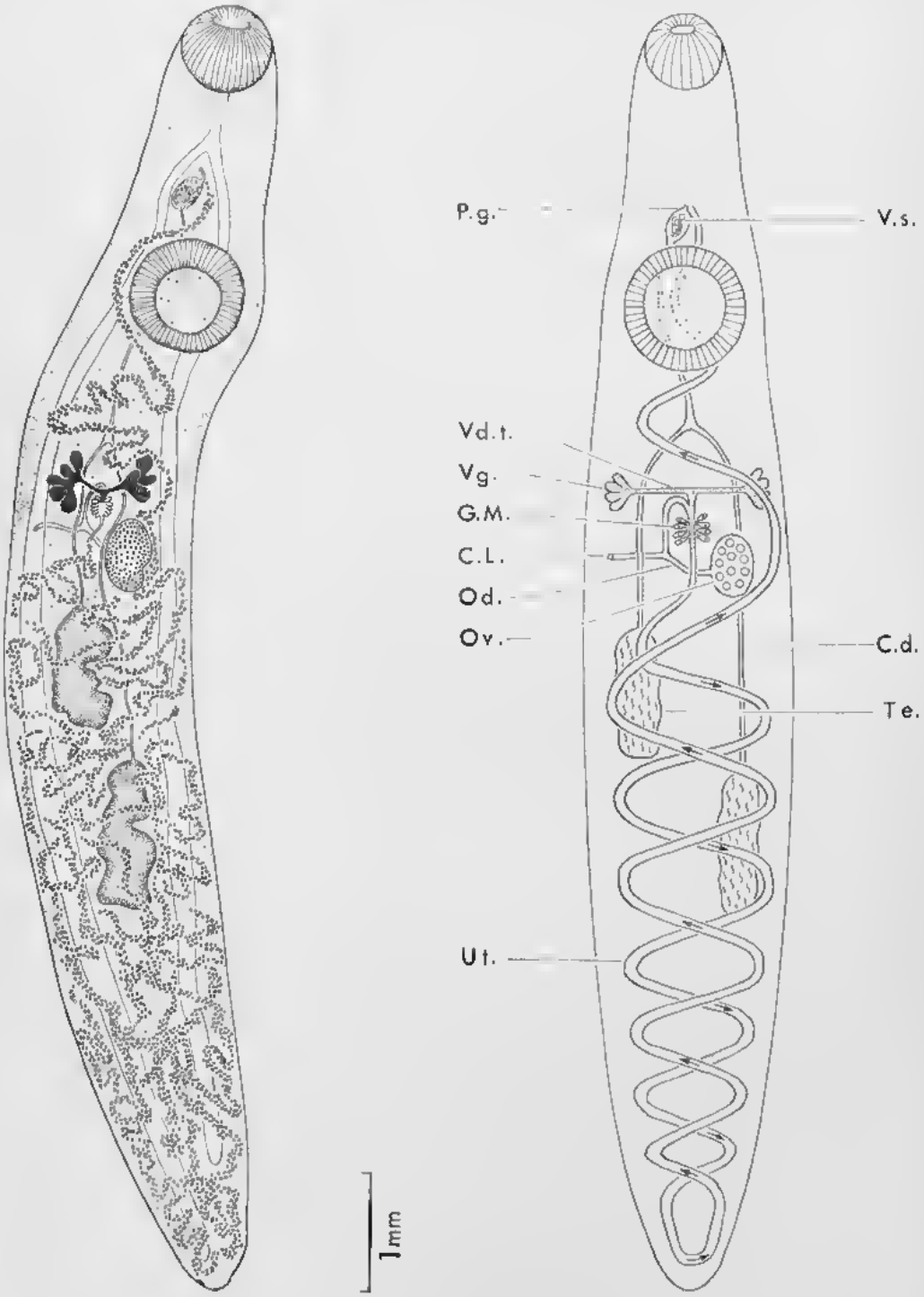


FIGURE 7

Gorgoderina vitelliloba (Olsson, 1876)

Abréviations : voir page 12

Source : MNHN, Paris

Appareil reproducteur mâle :

Il existe 2 testicules, situés l'un derrière l'autre, légèrement en diagonale, dans la moitié postérieure de l'animal. Ils sont allongés dans le sens de l'axe du corps, de contour toujours irrégulier, quelquefois lobé. Leurs dimensions sont : 400 à 1.063 µ (714) sur 250 à 571 µ (355) pour le testicule antérieur; 629 à 1.257 µ (980) sur 297 à 537 µ (370) pour le testicule postérieur.

Les canaux déférents prennent naissance à l'avant des testicules et confluent en un canal unique dans la région post-acétabulaire. Ce canal se renfle en une volumineuse vésicule séminale située entre la bifurcation intestinale et l'acétabulum. La vésicule donne naissance à un canal très court qui débouche au pore génital.

Appareil excréteur :

La vessie a la forme d'un tube sub-rectiligne dorsal se terminant en avant par deux petits lobes représentant l'aboutissement dilaté des canaux collecteurs, conformément au schéma indiqué par Byrd, Venard et Reiber (1940).

CHAPITRE II

CYCLES BIOLOGIQUES

Pour chacune des cinq espèces de *Digenea* rencontrés chez *R. temporaria*, nous avons étudié expérimentalement le cycle biologique depuis le premier hôte intermédiaire jusqu'à l'hôte définitif, c'est-à-dire le cycle complet à l'exclusion de la phase d'infestation primaire du Mollusque. Les stades larvaires des parasites étant, soit inconnus à ce jour, soit incomplètement étudiés, font l'objet d'une description morphologique, aussi précise que possible, à l'exception des miracidiums.

Pour chacune de nos cercaires, nous ferons une place à la description topographique des sensilles (« papilles tactiles » de Baer et Joyeux, 1961); « *sensillae* » de Ginetsinskaya et Dobrovolski, 1963). Ces soies très fines, insérées chacune au centre d'un bouton cuticulaire en relief, ont été figurées sur de nombreuses cercaires et même par plusieurs auteurs du XIX^{e} siècle. Mais, bien que, dès 1934, Gordon, Davey et Peaston aient proposé une méthode de coloration des sensilles (« sensitive hairs »), peu d'auteurs se sont attachés à leur topographie précise jusqu'à ces dernières années. Nous pensons, à la suite de Ginetsinskaya et Dobrovolski, que la répartition des sensilles à la surface du corps est un élément important d'identification. Utilisant la méthode extrêmement simple décrite par ces auteurs, nous avons pu constater que, pour une espèce donnée, la disposition des sensilles est caractéristique. Le premier travail donnant une description complète de ce système sensoriel pour une cercaire parfaitement identifiée d'un Trématode d'Amphibien est celui de Dobrovolski (1965) qui a étudié la cercaire d'*O. ranae*.

Il sera utile, après l'examen de nombreuses cercaires appartenant à des unités systématiques variées, de définir des termes de chaetotaxie concernant la disposition de ces soies. A ce moment, il sera d'ailleurs nécessaire de pousser plus loin que nous ne le faisons la mise en évidence de groupes, et de rechercher par des méthodes plus fines les soies qui peuvent nous avoir échappé.

Les cercaires décrites et utilisées dans les expériences ont été obtenues à partir d'hôtes naturellement infestés.

Pour la recherche du cycle expérimental des Digenea il y a lieu d'effectuer deux séries d'expériences : une première série d'expériences utilise un certain nombre d'organismes susceptibles d'abriter la métacercaire. Chaque tentative d'infestation est faite de manière isolée, c'est-à-dire que l'on teste la possibilité d'évolution ou d'enkystement dans ces hôtes; nous appellerons cette série *recherche des hôtes possibles*.

Source : MNHN, Paris

Une deuxième série met en compétition les hôtes possibles, pour déterminer, parmi eux, celui ou ceux qui, toujours expérimentalement, et placés dans des conditions identiques, sont les plus « concurrentiels »; nous appellerons cette série *recherche des hôtes préférentiels*.

Nous notons dès maintenant qu'il existe une troisième étape de cette approche, étape qui sera plus spécialement envisagée dans les chapitres suivants et aboutira à dresser la liste des hôtes effectivement parasités dans la nature; nous l'appelons *recherche des hôtes effectifs*. Une échelle spatiale pourra être donnée à cette notion d'hôte effectif, par exemple à l'échelle d'une région géographique, ou, mieux, d'un foyer naturel.

Parmi ces hôtes effectifs, une étude dynamique de la population pourra enfin permettre de distinguer l'*hôte habituel* et les *hôtes accidentels* : l'hôte habituel, au sens de Ch. NICOLLE, est celui qui, dans un biotope donné, suffit à maintenir le cycle en équilibre; les hôtes accidentels sont ceux qui, dans ce biotope, ne suffisent pas à eux seuls, à maintenir le cycle en équilibre. Cette distinction parmi les hôtes effectifs est souvent très difficile à établir. Ajoutons qu'on pourra appeler hôte *vicariant* un hôte accidentel que la transformation des conditions écologiques élève, dans une localité particulière, au rang d'hôte habituel.

L'ensemble de nos recherches expérimentales est exposé pour chaque Helminthe suivant le plan :

1. GÉNÉRALITÉS. — Bilan des travaux antérieurs à nos recherches, réalisés sur l'espèce considérée ou sur des espèces voisines.

2. RECHERCHES EXPÉRIMENTALES :

Schéma du cycle. — Étapes essentielles du cycle biologique, d'après nos résultats expérimentaux.

Stades larvaires. — Description des sporocystes, cercaires et métacercaires.

Hôtes expérimentaux. — Recherche des hôtes possibles et préférentiels, et des processus de leur infestation.

A. — CYCLE BIOLOGIQUE DE *OPISTHIOGLYPHE RASTELLUS*

1. GÉNÉRALITÉS

JOYEUX et BAER ont publié en 1927, avec les résultats de leurs propres recherches sur *Opisthioglyphe rastellus*, une mise au point détaillée sur les travaux concernant le cycle biologique de ce Digène. Il ressort de cette mise au point que jusqu'en 1907 on a confondu plusieurs fois *O. rastellus* et *O. ranae*, de sorte que les recherches antérieures à cette date (dont certaines paraissent au surplus entachées d'erreur) ne peuvent guère être prises en considération. Nous renvoyons à ces auteurs pour un historique détaillé de la question.

JOYEUX et BAER ont étudié le cycle du véritable *O. rastellus* dans la région parisienne. A l'aide de cercaires émises par *Limnaea auricularia* L. et *L. stagnalis* L., ces auteurs ont tenté en vain d'infester toute une série de larves d'Insectes, de Crustacés, d'Hirudinées et de Mollusques. Les seuls résultats positifs ont été obtenus chez les têtards d'*Alytes obstetricans* et de *Bufo sp.*, et, avec un succès très inférieur, chez des larves d'Urodèles. A partir des métacercaires formées, JOYEUX et BAER ont pu infester des Amphibiens adultes (*Rana esculenta, Bufo sp.*) en leur faisant ingérer les têtards.

Nous n'avons connaissance d'aucun travail ultérieur sur le cycle d'*O. rastellus*, mais il n'est pas sans intérêt de mentionner les recherches concernant le cycle de l'espèce voisine *O. ranae*.

BRUMPT (1943) a publié une mise au point sur les travaux concernant ce dernier Trématode. CARRÈRE (1933), JOYEUX et BAER (1953 et 1958 *a* et *b*) ont précisé des modalités importantes de son cycle. Chez *O. ranae* les métacercaires peuvent se former dans la cavité buccale et la région branchiale du têtard, puis se libérer à la métamorphose; elles peuvent aussi s'enkyster dans la muqueuse intestinale de l'adulte et se libérer au bout de quelques jours. Ce cycle à deux hôtes coexiste avec un cycle à trois hôtes, faisant intervenir la prédation par les adultes de jeunes Amphibiens encore porteurs de métacercaires.

Source : MNHN, Paris

2. RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

Schéma du cycle :

Nos propres recherches sur le cycle d'*O. rastellus* dans les Pyrénées nous ont permis d'observer la pénétration de la cercaire dans des organismes très variés, mais d'une manière générale, le cycle se limite aux possibilités suivantes :

a. *Cycle à deux hôtes :*

— l'œuf est évacué dans le milieu extérieur et éclot dans l'eau;

— le miracidium pénètre chez le Mollusque gastéropode *Radix limosa* (L.) var. *glacialis* Dupuy où il donne naissance à un sporocyste, puis à des sporocystes fils;

— les xiphidiocercaires, produites par les sporocystes, s'échappent du Mollusque et pénètrent activement dans le tégument de la cavité buccale des Amphibiens (têtards, jeunes ou adultes) où elles s'enkystent superficiellement;

— les métacercaires formées se dékystent au bout de quatre à cinq jours et les jeunes Digènes poursuivent leur maturation dans le tube digestif, aussi bien chez le têtard que chez le jeune ou l'adulte.

b. *Cycle à trois hôtes :*

Début du cycle comme précédemment, mais :

— les xiphidiocercaires pénètrent chez les larves aquatiques d'un Insecte (presque toujours *Sialis lutaria*);

— les métacercaires formées demeurent dans le corps de l'Insecte jusqu'au stade imago, et l'Amphibien s'infeste en consommant celui-ci.

Stades larvaires (fig. 8) :

SPOROCYSTE (fig. 8 *a*).

La dissection des Limnées permet de rencontrer en très grand nombre les sporocystes dans l'hépatopancréas; les coupes sériées dans cet organe montrent un envahissement quasi-total du tissu glandulaire.

Les sporocystes mesurent jusqu'à 2,0 mm sur 0,4 mm et ont l'aspect de sacs contournés, de section circulaire, très peu mobiles. Ils sont blancs, et non jaune-citron comme ceux observés par JOYEUX et BAER; cette différence dans la couleur est peut-être en rapport avec la différence d'hôte, la variété *glacialis* de *R. limosa* paraissant une forme bien caractérisée.

Chaque sporocyste contient des bourgeons cellulaires et plusieurs cercaires bien formées.

CERCAIRE (fig. 8 *b-f*) :

Morphologie générale :

C'est une xiphidiocercaire classique (stylet antérieur de pénétration, queue non bifurquée, absence de taches oculaires).

Ses mensurations principales sont les suivantes (dimensions moyennes d'après 20 exemplaires montés en préparations).

Corps :

— longueur : 340 μ,
— largeur : 190 μ.

Queue :

— longueur : 220 μ,
— largeur : 27 μ.

Ventouse orale : 80 μ.
Ventouse ventrale : 59 μ.
Rapport VO/VV : 1,35.
Stylet : 38 μ.

Sur le vivant, la longueur du corps atteint 460 μ et celle de la queue 345 μ.

La cuticule est spinulée dans sa moitié antérieure, avec disparition progressive des épines vers l'arrière. Mais nous avons noté qu'il existe, dans la région du corps entourant la base de la queue, un revêtement de petites épines de 5 μ de longueur, analogues à celles observées par SINITZIN (1907) chez *Cercaria gibba*. Ces épines péricaudales n'ont pas été vues par JOYEUX et BAER (1927) mais l'utilisation du microscope à contraste de phase les met parfaitement en évidence.

Source : MNHN, Paris

Organisation interne :

Appareil digestif : le pharynx de petite taille (42 μ de diamètre) est précédé par un prépharynx de 20 à 25 μ de longueur. L'œsophage est court (20 μ). Les cæcums, longs, se terminent au voisinage de l'extrémité postérieure du corps.

Glandes de pénétration : nous avons souvent compté 14 cellules glandulaires (7 de chaque côté); parfois, nous avons compté 6 glandes seulement sur l'un des côtés, mais nous n'avons pu être certain qu'une septième n'échappait pas à l'observation; nous retenons donc le nombre 14 comme typique. Les glandes

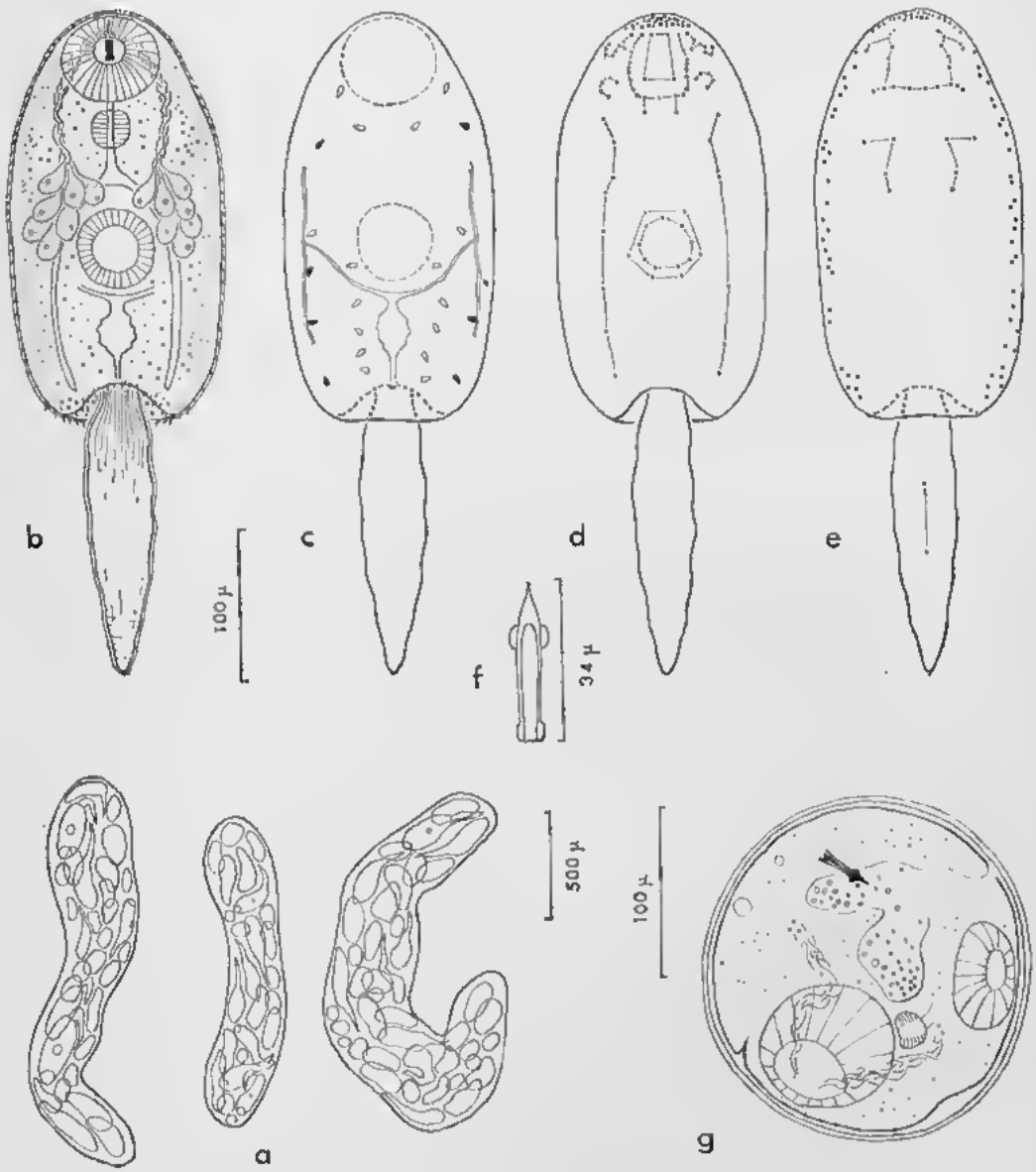


FIGURE 8

Cycle biologique de *Opisthioglyphe rastellus* :

a. Sporocystes;
b. Cercaire, morphologie générale;
c. Cercaire, système excréteur;
d. Cercaire, sensilles de la face ventrale;
e. Cercaire, sensilles de la face dorsale;
f. Cercaire, stylet;
g. Métacercaire.

Source : MNHN, Paris

ont un contenu granuleux et un noyau hyalin. Les canaux des glandes cheminent, étroitement groupés, de chaque côté de la cercaire, jusqu'à la base du stylet.

Glandes kystogènes : dispersées dans le parenchyme et assez abondantes, elles gênent considérablement l'observation des organes; pour situer leur importance, précisons qu'elles sont toutefois beaucoup moins développées que chez la cercaire bien connue de *Fasciola hepatica* (L.).

Appareil excréteur : la formule des flammes vibratiles est : 2[(6) + (6)] = 24. Nous avons soigneusement vérifié ce nombre, mais il ne nous est pas possible de donner, sans extrapoler dangereusement, la disposition exacte des canalicules excréteurs. Les deux canaux collecteurs transverses aboutissent suivant le schéma classique aux extrémités d'une vessie en Y qui s'ouvre à l'extérieur par un pore postéro-dorsal. Dans la figure représentant le système excréteur, les flammes dorsales sont en noir, les flammes ventrales en blanc. Il en sera de même pour toutes les cercaires étudiées.

Topographie des sensilles :

Nous avons essayé de répartir les sensilles en une série de groupes, pour la commodité de leur description. Dans les figures, nous avons réuni par des traits les sensilles ayant une disposition constante et caractéristique.

Il est possible de schématiser comme suit la disposition des sensilles chez la cercaire d'*O. rastellus* (fig. 8 *d-e*) :

Groupe péri-buccal : revêtement de nombreuses sensilles entourant l'orifice du stylet et couvrant une partie de la ventouse orale. Il semble exister un premier cercle de 4 sensilles autour de la bouche, puis un deuxième cercle d'une vingtaine de sensilles, un amas important tout à fait antérieur et quatre petits amas latéraux.

Groupe antéro-dorsal : ligne en forme de U comportant 16 sensilles, auxquelles on peut rattacher de chaque côté 3 sensilles plus latérales.

Groupe médio-dorsal : 2 petits groupes de 4 sensilles chacun.

Groupes latéro-ventraux : deux lignes se dirigeant vers la région péri-caudale, en passant de part et d'autre de la ventouse ventrale; chaque ligne comporte de 8 à 10 sensilles.

Groupes latéro-dorsaux : deux lignes irrégulières, allant de la région buccale à la région caudale, comprenant chacune de 25 à 30 sensilles.

Groupe acétabulaire : sur la ventouse ventrale, 9 sensilles centrales et 6 sensilles périphériques.

Groupe caudal : deux sensilles l'une derrière l'autre, sur la partie dorsale de la queue.

La planche 4 (en haut) montre le groupe antéro-dorsal et le groupe médio-dorsal des sensilles de la cercaire d'*O. rastellus*. Sur la partie inférieure de la planche 4, figurent les sensilles d'une larve de *P. integerrimum*. On note que les sensilles des Digènes et des Monogènes sont d'aspects très voisins.

La disposition que nous venons de décrire se rapproche beaucoup de celle observée par Ginetsinskaya et Dobrovolski (1963) chez *Xiphidiocercaria* I Ginetsinskaya, 1959. On y retrouve en particulier, les 2 sensilles caudales ainsi que la curieuse et constante disposition des 15 sensilles de l'acétabulum. Chez *O. ranae*, d'après Dobrovolski (1965, p. 217) la disposition générale est également très voisine : tous les groupes que nous avons décrits chez *O. rastellus* se retrouvent chez *O. ranae*, avec d'infimes modifications de détail, ce qui pourrait attester une parenté étroite entre les deux espèces.

Métacercaire (fig. 8 *g*) :

La métacercaire est enfermée dans un kyste sphérique mesurant 200 à 220 µ de diamètre. La paroi du kyste est très fine (4 à 5 µ) et transparente, que la métacercaire se trouve chez un têtard ou chez une *Sialis*. La spinulation de la cuticule est bien visible. Le stylet flotte librement à l'intérieur du kyste.

Hôtes expérimentaux des métacercaires.

Recherche des hôtes possibles :

En mettant au contact des cercaires (que l'on obtient facilement par milliers) des organismes aussi variés que des Mollusques, des Crustacés, des Insectes et de jeunes Poissons, nous avons constaté qu'il y a possibilité d'enkystement chez de multiples hôtes, les résultats négatifs étant la minorité.

Résultats négatifs :

Ceux-ci concernent principalement les Mollusques; qu'il s'agisse de la Limnée-hôte, *R. limosa*, var. *glacialis* ou des autres espèces à notre disposition, *Galba truncatula* (O. F. Müller), *Ancylus fluviatilis* O. F. Müller, *Pisidium* de diverses espèces, nous n'avons jamais observé de pénétration, ni obtenu de métacercaire, même par des tentatives d'infestation massive. Cela est un point important, puisqu'on sait que les cercaires de *O. ranae* peuvent s'enkyster dans la musculature du pied des Limnées.

Un autre résultat négatif concerne les Hydracariens, fréquents dans les lacs de montagne,

Source : MNHN, Paris

Résultats positifs :

Nous avons obtenu sans difficulté la pénétration des cercaires et la formation des métacercaires chez les animaux suivants :

Crustacés : *Gammarus sp.*

Insectes : larves de Mégaloptères (*Sialis lutaria*);
larves de Trichoptères (*Limnophilus sp.*);
larves d'Ephémeroptères (*Ephemerella sp., Baetis sp.*);
larves d'Odonates (*Aeschna sp.*);
larves de Diptères (*Aedes sp.*).

Vertébrés : têtards d'Anoures (*R. temporaria, B. bufo, A. obstetricans*);
adultes d'Anoures (*R. temporaria, B. bufo*);
têtards d'Urodèles (*S. maculosa*),
Poissons (*Gambusia affinis*).

Nous pensons qu'il suffirait de multiplier les expériences pour allonger démesurément cette liste.

Ce fait est important, car il diffère des résultats obtenus par JOYEUX et BAER (1927) dans la région parisienne.

Les points de pénétration et d'enkystement des cercaires sont les suivants :

Chez les Crustacés et les larves d'insectes, les cercaires pénètrent en tous les points d'articulation, mais parfois avec une préférence marquée pour certaines zones; ainsi, chez les *Sialis*, la très grande majorité des cercaires se rassemble à la base des branchies abdominales dont elles percent le tégument articulaire basal. Une fois dans la place, et leur queue laissée à l'extérieur, les cercaires se déplacent dans le corps de l'insecte, de sorte que finalement une partie d'entre elles s'enkystent dans l'abdomen et une partie dans le thorax; les organes d'élection sont la paroi interne des tergites, la paroi du tube digestif et le tissu adipeux. Nous n'avons pas observé d'infestation par voie buccale.

Chez les Amphibiens, il ne se manifeste un tropisme net que pour le têtard : dans les infestations massives, les cercaires viennent s'enkyster en groupes serrés dans les lèvres du têtard, déformant la bouche et bouculant les rangées de dents labiales; il n'y a de pénétration nulle part ailleurs dans la peau. Mais si on réalise une infestation plus raisonnable, presque toutes les cercaires se retrouvent dans la cavité buccale, la région branchiale et le tube digestif lui-même. Le processus d'aspiration des cercaires avec le courant d'eau respiratoire joue donc un rôle de premier plan. C'est un phénomène identique qui entraîne la pénétration des cercaires dans la même région du corps chez les Amphibiens adultes; l'expérience montre que, chez un adulte indemne mis dans un cristallisoir contenant des cercaires, il se forme des kystes dans les muqueuses buccale et intestinale, et là seulement; il n'y a pas de pénétration par voie cutanée.

Il importe de préciser que les métacercaires sont très superficielles, y compris celles du tube digestif : celles-ci ne traversent pas la paroi intestinale, mais s'enkystent au niveau même des villosités.

RECHERCHE DES HÔTES PRÉFÉRENTIELS :

Dans les expériences ci-dessus, nous avons pu noter que deux catégories d'hôtes paraissaient attirer les cercaires beaucoup plus vivement que tous les autres; il s'agit des larves de *Sialis* d'une part, des têtards d'Anoures d'autre part.

Une autre série d'expériences nous a montré que si on met avec un lot de cercaires l'un de ces deux organismes associé à n'importe quel autre de la liste citée plus haut, toutes les cercaires sans exception se retrouvent dans les *Sialis* ou dans les têtards.

Nous nous sommes demandé si le tropisme des cercaires les guide plutôt vers les *Sialis* ou plutôt vers les têtards dans le cas où ces deux hôtes sont à leur tour mis en compétition.

Nous avons réalisé dans ce but, les deux expériences suivantes :

a. Infestation le 24-8-1966 :

500 cercaires d'*O. rastellus* fraîchement sorties d'un lot de *R. limosa*, var. *glacialis* sont mises dans un volume de 200 cc d'eau avec :

— 10 têtards *R. temporaria*, indemnes (vérification sur lot-témoin);
— 10 larves de *Sialis lutaria* de 2 ans, indemnes (même remarque).

Source : MNHN, Paris

Dissection le 26-8-1966 :

A cette date, plus aucune cercaire ne nage dans le cristallisoir; il y a sur le fond quelques cercaires mortes. Le tableau 4 indique le nombre de métacercaires identifiées; nous les avons sommairement classées suivant leur position (cavité buccale ou tube digestif pour les têtards, tête, thorax ou abdomen pour les *Sialis*). Les animaux sont classés par ordre décroissant d'infestation.

Têtards de *R. temporaria*				Larves de *Sialis lutaria*				
Numéro	Cav. bucc.	Tube dig.	Total	Numéro	Tête	Thorax	Abdomen	Total
1.....	6		6	1.....		28	39	67
2.....	3	1	4	2.....		30	36	66
3.....		3	3	3.....		22	29	51
4.....	2		2	4.....	1	18	28	47
5.....	1		1	5.....		19	27	46
6.....	1		1	6.....		23	17	40
7.....		1	1	7.....		19	13	32
8.....			0	8.....		11	18	29
9.....			0	9.....		12	12	24
10.....			0	10.....		7	12	19
Total général..	13	5	18	Total général..	1	189	231	421

TABLEAU 4

b. Infestation le 20-6-1966, à 18 h :

Un têtard et une larve de *Sialis* de 2 ans, tous deux indemnes (vérification sur lots-témoins) sont mis dans un cristallisoir contenant un nombre indéterminé de cercaires d'*O. rastellus*.

Dissection le 21-6-1966, à 10 h :

Nous retrouvons 4 métacercaires dans la cavité buccale du têtard et 1.800 ± 50 métacercaires dans le corps de la larve de *Sialis*. Celle-ci présente une vitalité diminuée, mais est toujours vivante.

Nous avons renouvelé ces expériences avec des têtards d'âges variés et des larves de *Sialis* de 1 ou 2 ans. Tous les résultats montrent qu'il existe un tropisme préférentiel très net en faveur de la larve de *Sialis*. Il semble que les cercaires ne soient guère capables de s'enkyster que dans la muqueuse bucco-intestinale (ou à la rigueur labiale) du têtard lorsqu'elles y sont attirées par le courant d'eau; s'il existe des larves de *Sialis* au voisinage, un très petit nombre de cercaires échappe à l'attraction infiniment plus forte exercée par les *Sialis*.

DESTINÉE DES MÉTACERCAIRES :

La destinée des métacercaires est totalement différente suivant qu'elles participent au cycle à deux hôtes (enkystement chez l'Amphibien) ou au cycle à trois hôtes (enkystement chez l'Insecte).

Cycle à deux hôtes :

Les métacercaires qui se trouvent dans les muqueuses du tube digestif des Amphibiens (têtards ou adultes) se dékystent dans les quatre à cinq jours qui suivent la pénétration. Les jeunes Trématodes se rassemblent dans l'intestin et commencent leur développement.

Source : MNHN, Paris

Il y a là une analogie importante avec le cycle de *O. ranae* que nous avons rappelé plus haut, mais il existe aussi une différence :

Chez *O. ranae*, le dékystement n'est rapide (quatre à cinq jours également) que chez l'Amphibien adulte. Chez le têtard, la métacercaire, profondément enfoncée dans les téguments buccaux, n'évolue qu'au moment de la métamorphose en se rapprochant progressivement du tube digestif pour finir par s'y libérer (JOYEUX et BAER, 1953 et 1958).

Chez *O. rastellus*, le dékystement intervient aussi bien chez le têtard que chez l'adulte; les jeunes Trématodes apparus dans l'intestin de têtards même jeunes, y commencent un développement normal et nous avons noté à plusieurs reprises l'apparition d'œufs chez le parasite, avant que le têtard ne soit métamorphosé. Ces parasites subsistent sans dommage dans les jeunes Amphibiens à la suite de la métamorphose, ce qui explique que, parmi les petites grenouilles à peine transformées dans la nature, on rencontre des *O. rastellus* adultes. Nous avons obtenu ces résultats chez les têtards de *R. temporaria* et *B. bufo*, mais également chez ceux d'*Alytes obstetricans* qui n'est jamais parasité en Cerdagne par *O. rastellus*, ses biotopes de ponte n'étant jamais voisins des biotopes à *R. limosa* var. *glacialis*.

Notons enfin qu'il n'est pas rare de rencontrer, après les infestations massives, quelques jeunes Trématodes errant dans la cavité générale, le plus souvent à la surface du foie; il s'agit selon toute vraisemblance de Trématodes issus de métacercaires qui se sont enkystées du côté opposé à la lumière du tube digestif. Nous avons observé ce fait à plusieurs reprises chez des grenouilles infestées dans la nature, et ces *Opisthioglyphe*, s'ils ne semblent pas parvenir à une totale maturité, n'en subissent pas moins un accroissement de taille tout à fait sensible (jusqu'à 2,0 mm de longueur).

Cycle à trois hôtes :

Les métacercaires qui se trouvent dans le corps des larves de *Sialis* montrent la destinée la plus classique des métacercaires : elles restent au repos jusqu'à ce que l'insecte, devenu imago, soit avalé par un Amphibien dans le tube digestif duquel seront libérés les jeunes Digènes.

L'expérience montre que, une douzaine d'heures après le repas infestant, toutes les métacercaires sont déjà libérées dans la lumière intestinale.

Il importe d'ajouter que les cercaires qui ont pénétré chez les têtards peuvent faire l'objet d'un cycle à trois hôtes, dans des conditions assez peu orthodoxes. Nous avons, en effet montré expérimentalement, que si une petite grenouille, porteuse de jeunes *Opisthioglyphe* récemment libérés des kystes, est ingérée par un adulte indemne, les *Opisthioglyphe* passent du tube digestif de la proie dans celui du prédateur.

B. — CYCLE BIOLOGIQUE DE *HAPLOMETRA CYLINDRACEA*

1. GÉNÉRALITÉS

A notre connaissance, le cycle biologique d'*Haplometra cylindracea* a fait l'objet d'un seul travail d'ensemble, celui de LINSTOW (1890). Celui-ci décrit les différents stades larvaires de ce Trématode et mentionne un cycle à deux hôtes intermédiaires, le Pulmoné *Limnaea ovata* et le Coléoptère aquatique *Ilybius fuliginosus*. En fait, LINSTOW n'a pas réalisé expérimentalement l'infestation d'*I. fuliginosus*; il a retrouvé chez cet insecte des métacercaires qu'il a identifiées aux cercaires émises par la Limnée; ces métacercaires, avalées par des grenouilles, se dékystent dans le tube digestif et donnent de jeunes *H. cylindracea* qui gagnent les bronches et les poumons. Malheureusement la description de la cercaire est assez vague, notamment en ce qui concerne les glandes de pénétration.

LÜHE (1909) parle à son tour de la cercaire d'*H. cylindracea*, mais rapporte simplement les observations de LINSTOW.

Enfin, WESENBERG-LUND (1934) décrit sous le nom de *Cercaria Haplometrae cylindraceae* Zed. une cercaire émise par *Limnaea stagnalis* et dans quelques cas *Limnaea palustris*. Il obtient sa pénétration immédiate chez les larves d'un Moustique appartenant au genre *Corethra*, mais ne poursuit pas le cycle jusqu'à obtention de l'adulte. La figure de WESENBERG-

Source : MNHN, Paris

LUND rappelle celle de LINSTOW mais ne s'y identifie pas complètement; on note qu'elle montre quatre glandes de pénétration de chaque côté.

L'ensemble de ces travaux laisse donc planer un doute sur le véritable cycle de ce Digène. TIMON-DAVID (1961) a souligné le désaccord sur l'enkystement.

Nos recherches expérimentales, confirmées par l'observation du cycle dans une série de biotopes, nous ont montré que, dans le cadre géographique de notre travail, la biologie d'*H. cylindracea* n'a guère de points communs avec les données ci-dessus. Cependant, la morphologie de la cercaire étant elle-même en désaccord avec la description de LINSTOW, nous nous demandons si les recherches de cet auteur, acceptées jusqu'ici sans vérifications, ne sont pas entachées d'erreur. Il est possible — et même normal — que le cycle d'un Trématode Digène se fasse suivant des modalités différentes en des lieux différents : mais nous concevons difficilement que la morphologie d'un stade larvaire ne reste pas, dans ce cas, semblable à elle-même.

2. RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

Schéma du cycle :

D'après nos recherches, le cycle se déroule schématiquement comme suit :

— l'œuf est évacué dans le milieu extérieur et éclot dans l'eau;

— le miracidium pénètre chez le Mollusque gastéropode *Galba truncatula* (O. F. Müller) où il donne naissance à un sporocyste puis à des sporocystes fils;

— les xiphidiocercaires, produites par les sporocystes, s'échappent du Mollusque et pénètrent activement dans le tégument de la cavité buccale des Amphibiens (têtard ou adulte) où elles s'enkystent;

— les métacercaires formées se dékystent en moins de 48 h et le jeune Digène gagne directement les poumons.

Stades larvaires (fig. 9).

SPOROCYSTE (fig. 9 *a*).

Les sporocystes envahissent en très grand nombre l'hépatopancréas du Mollusque.

Ils ont une forme très classique : sac long et contourné, de section transversale subcirculaire. Ils mesurent de 2,0 à 2,8 mm de longueur sur 0,5 mm de largeur. Ils sont de couleur blanche et sont faiblement mobiles lorsqu'on les isole dans le liquide physiologique. Ils montrent une paroi mince et contiennent de nombreuses cercaires à tous les stades de leur morphogénèse.

CERCAIRE (fig. 9 *b-f*) :

Morphologie générale :

La cercaire d'*H. cylindracea* est une xiphidiocercaire typique, non ocellée, pourvue d'une queue simple, sans membrane ondulante. Elle est très déformable sur le vivant : la queue en particulier est capable de s'allonger considérablement.

Dimensions principales (d'après préparations *in toto*).

Corps :

— longueur : 420 µ,
— largeur : 250 µ.

Queue :

— longueur : 305 µ,
— largeur : 60 µ.

Ventouse orale : 90 µ.
Ventouse ventrale : 88 µ.
Rapport VO/VV : 1,02.
Stylet : 32 µ.

La cuticule est spinulée sur toute la surface du corps, mais plus densément dans la région antérieure. Sur le pourtour de la dépression postéroventrale où s'insère la queue, on observe un groupe d'épines un peu plus importantes dont la longueur atteint 6 µ. La cuticule mesure 3 µ d'épaisseur.

La ventouse orale est subterminale ventrale.

La ventouse ventrale est située un peu en arrière du milieu du corps.

On remarque que le rapport VO/VV est très voisin de l'unité.

Source : MNHN, Paris

Organisation interne :

Tube digestif : le pharynx globuleux (35 μ de diamètre) est précédé par un bref prépharynx (10 μ); l'œsophage long (65 μ) conduit à des cæcums latéraux atteignant presque l'extrémité postérieure.

Glandes de pénétration : il existe 22 cellules glandulaires (11 de chaque côté du corps), à un niveau compris entre la bifurcation des cœcums et le bord postérieur de l'acétabulum. Chaque cellule mesure environ 30 μ de diamètre; son cytoplasme granuleux entoure un noyau clair de 8 μ. Le nombre de 2 × 11 glandes, extrêmement facile à observer sur toutes nos cercaires, nous éloigne beaucoup des 2 × 4 (ou 5 ?)

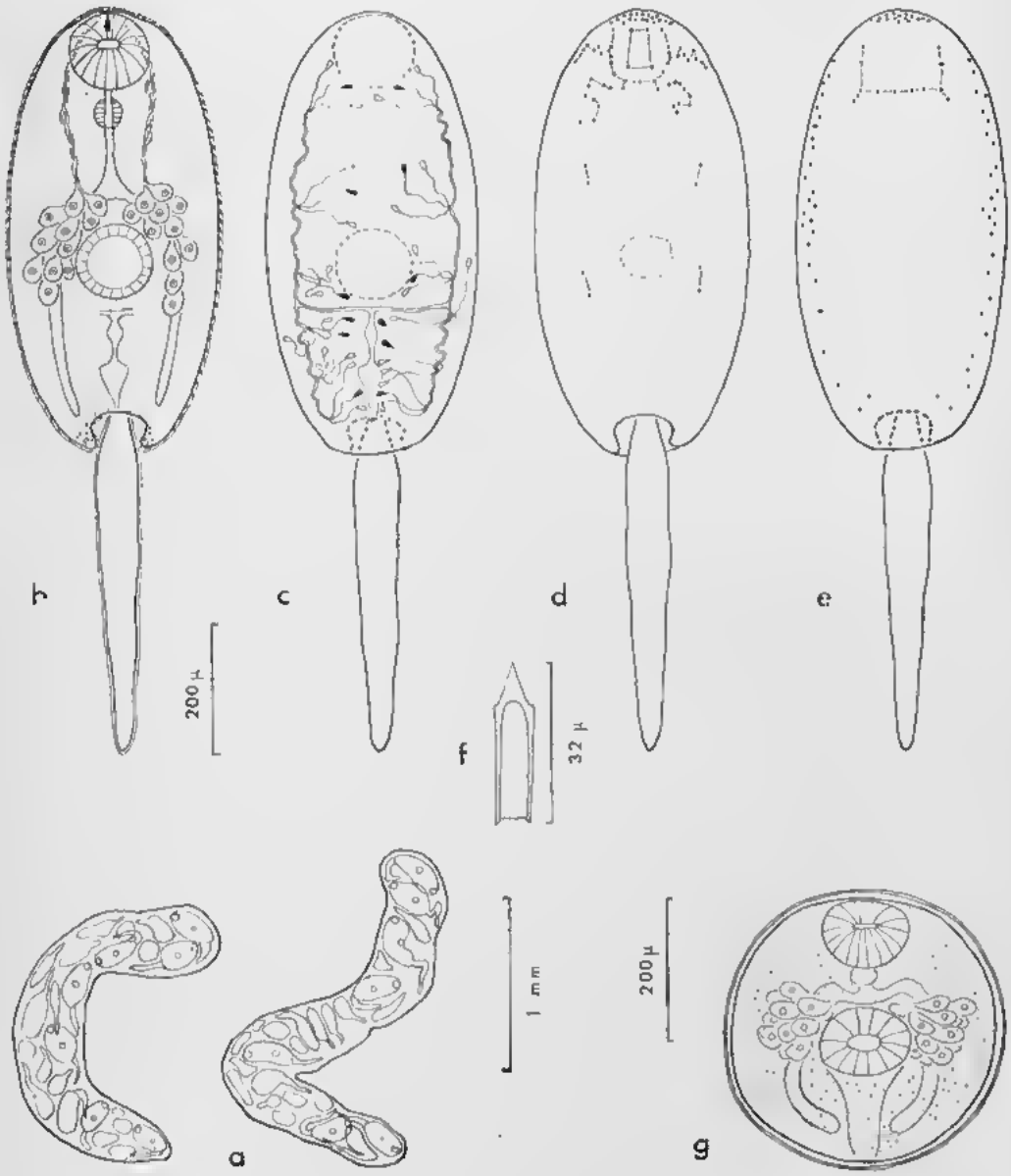


FIGURE 9

Cycle biologique de *Haplometra cylindracea* :

a. Sporocystes;
b. Cercaire, morphologie générale;
c. Cercaire, système excréteur;
d. Cercaire, sensilles de la face ventrale;
e. Cercaire, sensilles de la face dorsale;
f. Cercaire, stylet;
g. Métacercaire.

Source : MNHN, Paris

glandes figurées par Linstow (1890, pl. 8, fig. 34). Les canaux des glandes, groupés de chaque côté du corps, cheminent jusqu'à la base du stylet.

Glandes kystogènes : elles sont dispersées dans le parenchyme, peu nombreuses et difficilement visibles; cette discrétion rend la cercaire particulièrement claire et permet une étude très aisée de l'anatomie.

Appareil excréteur : la formule des flammes vibratiles est : $2[(3 + 3 + 3) + (3 + 3 + 3)] = 36$. Dans chaque groupe de 3 flammes, il existe une flamme dorsale et deux flammes ventrales. Les canaux collecteurs latéraux aboutissent de chaque côté à un canal transversal et les deux canaux transversaux se réunissent en un canal médian qui débouche dans la vessie. Cette dernière, très dilatable et contractile s'ouvre à l'extérieur par un pore postéro-dorsal.

Topographie des sensilles :

Chez cette espèce, les sensilles sont nombreuses, mais les boutons ruticulaires situés à leur base sont de petite taille. Les boutons se répartissent de la manière suivante (les groupes sont homologues de ceux que nous avons cités pour *O. rastellus*) :

Groupe péri-oral : environ 80 sensilles, autour de l'orifice du stylet et sur la ventouse orale, montrant une disposition très voisine de celle que nous avons observée sur la cercaire d'*O. rastellus*.

Groupe antéro-dorsal : ligne en forme de U, comportant 12 sensilles.

Groupe médio-dorsal : nul.

Groupes latéro-ventraux : réduits à 4 sensilles de chaque côté.

Groupes latéro-dorsaux : deux lignes irrégulières comprenant chacune 20 à 25 sensilles.

Groupe acétabulaire : 12 sensilles, à boutons cuticulaires très petits, difficiles à compter.

Groupe caudal : apparemment nul.

Métacercaire (fig. 9 *g*) :

La métacercaire est enfermée dans un kyste sphérique, mesurant en moyenne 400 μ de diamètre. La paroi du kyste est extrêmement fine (2 à 3 μ) et transparente. La spinulation de la cuticule, le stylet, les glandes de pénétration permettent une identification aisée de cette métacercaire.

Hôtes expérimentaux des métacercaires.

Recherche des hôtes possibles :

Nous avons obtenu les Limnées parasitées par les sporocystes d'*H. cylindracea* avec la plus grande facilité et nous avons tenté d'infester par les cercaires de nombreux organismes se trouvant à notre disposition.

Résultats négatifs :

Parmi les Invertébrés, nous avons mis en contact avec les cercaires :

Mollusques : *Galba truncatula*;
Radix limosa var. *glacialis*;
Ancylus fluviatilis;
Pisidium casertanum.

Insectes : larves de Mégaloptères (*Sialis lutaria*);
larves de Trichoptères (*Limnophilus sp.*);
larves d'Ephéméroptères (*Ephemerella sp.*, *Baetis sp.*, *Heptagoenia sp.*);
larves d'Odonates (*Gomphus sp.*, *Aeschna xp.*, *Cordulegaster sp.*, *Sympetrum sp.*);
larves de Diptères (*Simulium sp.*);
larves de Coléoptères (*Ilybius fuliginosus*);
Coléoptères adultes (*Ilybius fuliginosus*, *Hydroporus palustris*).

Les résultats ont été négatifs, en ce sens que nous n'avons obtenu ni pénétration, ni enkystement, mais encore que nous n'avons observé aucune affinité des cercaires pour ces organismes. Il est arrivé souvent que les cercaires se trouvent directement au contact des animaux en expérience (à cause d'un phénomène que nous exposerons au paragraphe suivant), mais nous n'avons jamais noté un quelconque surcroît d'activité des cercaires ou la moindre tentative réelle de pénétration.

En ce qui concerne les larves d'Odonates Anisoptères, le résultat négatif est à souligner tout particulièrement : nous avons mis les larves dans des cristallisoirs contenant de nombreuses cercaires d'*H. cylindracea* : certaines de celles-ci pénètrent dans la chambre rectale entraînées par le courant d'eau respiratoire; d'autres sont ingurgitées par les larves (la vue perçante

Source : MNHN, Paris

de celles-ci et la grande taille des cercaires permettent cette prédation). Dans aucun cas, nous n'avons rencontré de métacercaires à la dissection, ni obtenu d'*H. cylindracea* en faisant ingérer ces larves à des Amphibiens indemnes.

Résultats positifs :

Les seuls résultats positifs ont été obtenus avec les Amphibiens eux-mêmes, têtards et adultes.

Infestation des têtards :

Si l'on met dans un cristallisoir contenant les cercaires des têtards de *R. temporaria* et de *B. bufo,* il ne faut que quelques minutes pour que l'ensemble des cercaires se trouve rassemblé à la surface des têtards, et que certaines d'entre elles commencent leur pénétration (le phénomène est particulièrement spectaculaire avec les têtards de *B. bufo*, sur la peau noire desquels les cercaires sont bien visibles à l'œil nu). En même temps, de nombreuses cercaires pénètrent dans la bouche avec le courant respiratoire, et perforent les téguments des régions bucco-œsophagienne et branchiale.

Quel que soit l'endroit, la pénétration des cercaires est rapide (10 à 15 mn). Lorsqu'il s'agit de la paroi de la cavité buccale, la pénétration est limitée à l'épithélium et les métacercaires formées sont très superficielles. Par contre, lorsque la cercaire pénètre à travers la peau du corps, elle traverse le derme et les muscles pour aboutir dans la cavité générale où elle s'enkyste. Chose curieuse, les queues des cercaires pénètrent souvent dans la cavité générale et s'agitent encore au voisinage des kystes plusieurs heures après l'infestation.

Les points de pénétration et d'enkystement se résument ainsi :

Pénétration dans le tégument de la cavité buccale, de la région branchiale ou du début de l'œsophage; enkystement sur place.

Pénétration dans la peau (à l'insertion des pattes postérieures, au voisinage de la bouche et des narines, plus rarement des yeux, jamais dans la queue); enkystement dans la paroi dorsale de la cavité générale (plus rarement dans le mésentère).

Avant de suivre la destinée des métacercaires, nous devons revenir sur le processus d'attraction des cercaires par le têtard. Il ne fait pas de doute qu'il existe un tropisme d'origine biochimique (chimiotaxie) car les cercaires manifestent une activité particulièrement vive au contact des têtards. Mais la rencontre est aidée par un phénomène curieux, très délicat à mettre en évidence.

Les cercaires émettent dans l'eau des filaments extrêmement ténus, d'origine très vraisemblablement glandulaire et chaque cercaire reste attachée à son filament. Si l'on promène une aiguille dans l'eau, on entraîne avec elle la plupart des cercaires. Lorsqu'on met un têtard dans l'eau, il suffit donc qu'il exécute quelques mouvements pour qu'il ait de nombreuses cercaires collées à sa peau; aussitôt, celles-ci se mettent à ramper, à la recherche d'une zone de pénétration. Bien entendu, un processus identique se produit pour d'autres organismes, mais dans ce cas, les cercaires ne pénètrent pas et se remettent rapidement à nager.

Nous avons pu « voir » le filament dans quelques cas exceptionnels grâce à de fines particules qui peuvent y adhérer; par contre, nous n'avons pu le mettre en évidence au microscope, sa fragilité ne résistant pas aux manipulations nécessaires.

Précisons que nous nous sommes demandé si ces filaments n'auraient pas leur origine dans le mucus du Mullusque. Après avoir effectué plusieurs lavages successifs pour l'éliminer et avoir continué à observer la présence des filaments, nous croyons pouvoir conclure à l'existence réelle de ceux-ci.

Infestation des adultes :

Lorsqu'une grenouille est introduite dans un cristallisoir où nagent des cercaires d'*H. cylindracea,* le phénomène d'« accolement » dû à la sécrétion filamenteuse amène les cercaires au contact de la peau de l'Amphibien. Mais chez l'adulte, les cercaires ne pénètrent jamais à travers la peau : elles rampent à la surface de l'animal, et, bien qu'il soit difficile de suivre statistiquement les déplacements de ces cercaires, on peut affirmer que certaines au moins aboutissent à la bouche ou aux narines. D'autres cercaires, probablement nombreuses, pénètrent directement dans la cavité buccale, lorsque l'Amphibien avale de l'eau. Quoi qu'il en soit, comme dans le cas du têtard, on retrouve peu après l'infestation de nombreuses métacercaires dans la cavité buccale et la région œsophagienne.

Source : MNHN, Paris

Destinée des métacercaires :

Les métacercaires sont particulièrement transparentes et nous avons déjà signalé la finesse de l'enveloppe kystique.

Au bout de 36 à 48 h, le kyste va libérer son contenu, auquel on doit attribuer déjà la valeur d'un jeune *Haplometra*. Cependant, si l'on excepte la perte de la queue et du stylet, il faut reconnaître que ce jeune Digène est presque identique à la cercaire; en particulier, les 2 × 11 glandes de pénétration, éléments précieux d'identification, sont toujours visibles.

La destinée du jeune Trématode va être différente suivant la position de la métacercaire. En effet, celle-ci peut se trouver dans le tégument de la cavité buccale et se dékyste donc « vers l'extérieur », mais lorsqu'elle se trouve — chez le têtard seulement — sur la paroi de la cavité générale, elle se dékyste « vers l'intérieur ».

Dans le premier cas, les jeunes *Haplometra* rampent en direction des poumons où l'on retrouve les plus précoces 48 h environ après l'infestation. Précisons qu'à ce stade les 2 × 11 glandes de pénétration sont toujours identifiables et que le jeune Trématode présente les caractéristiques essentielles de son espèce. Il ne tarde pas à avaler quelques globules sanguins et grandit lentement; vingt jours environ après l'infestation, on voit apparaître les gonades du jeune *Haplometra*.

Dans le deuxième cas, on se rend compte que les jeunes Trématodes sont prisonniers dans la cavité générale. Ont-ils une possibilité d'évolution ? Nous avons tenté de suivre leur destinée : certains d'entre eux subsistent une dizaine de jours dans la cavité générale ; ils se déplacent, grossissent légèrement et absorbent même du sang (présence de globules de l'Amphibien dans leurs cæcums), mais nous n'avons pu mettre en évidence ni pénétration directe dans le poumon, ni migration par voie sanguine. Il doit s'agir là d'une impasse parasitaire à l'échelle de l'organe; on retrouve dans la cavité générale des amas blanchâtres en cours d'élimination, qui sont les restes des jeunes Trématodes n'ayant pu évoluer.

Nous avons signalé ce phénomène, car il est fréquent au cours des infestations, souvent trop massives, que l'on effectue en laboratoire. En fait, plus on réduit le nombre des cercaires, plus grande est la proportion que l'on en retrouve dans la région bucco-pharyngienne. Nous pensons que la pénétration dans la cavité générale est peut-être une anomalie d'origine expérimentale.

D'autre part, bien que les poumons des têtards de *R. temporaria* et *B. bufo* soient suffisamment formés pour permettre le développement des jeunes parasites et leur survie à la métamorphose que nous avons vérifiée expérimentalement, nous pensons que l'infestation au stade têtard n'est pas l'origine principale des Trématodes de l'adulte. L'ingestion des cercaires avec l'eau par les grenouilles de tout âge (comparable à celle que nous avons décrite pour *O. rastellus*) doit être considérée comme le mode habituel de l'infestation.

C. — CYCLE BIOLOGIQUE DE *HAEMATOLOECHUS PYRENAICUS*

1. GÉNÉRALITÉS

Actuellement, les cycles de six espèces du genre *Haematoloechus* sont partiellement ou complètement connus. Il s'agit de :

H. variegatus variegatus (Rudolphi, 1819) :

1er hôte : *Planorbis vortex* (L.), d'après Van Thiel (1922, 1930).

2e hôte : *Anopheles maculipennis* Meigen, d'après Van Thiel; ce 2e hôte paraît confirmé par des observations fragmentaires de Eckstein (1922). *Calopteryx virgo* L., d'après Sinitzin (1907).

Hôte définitif : *R. temporaria*, *R. esculenta*, *R. ridibunda*, *R. arvalis*, *B. bufo*, *B. variegata*, *B. bombina*, *Triturus alpestris*.

H. similis similis Looss, 1899 :

1er hôte : *Planorbis planorbis* (L.) d'après Grabda (1961).

2e hôte : *Cœnagrion hastulatum* Charp., *C. armatum* Charp., d'après Grabda.

Hôte définitif : *R. temporaria*, *R. esculenta*, *R. ribidunda*.

Source : MNHN, Paris

H. sibiricus japonicus (Yamaguti, 1936) :

1er hôte : ?
2e hôte : *Sympetrum frequense* Selys, *Deielia phaon* Selys, d'après Ogata (1943).
Hôte définitif : *Rana nigromaculata* Hallowell.

H. parviplexus (Irwin, 1929) :

1er hôte : *Gyraulus parvus* (Say), d'après Krull (1930, 1931).
2e hôte : *Sympetrum rubicundulum* (Say), *S. obtusum* (Hagen), d'après Krull.
Hôte définitif : *Rana clamitans* Latreille.

H. longiplexus longiplexus Stafford, 1902 :

1er hôte : ?
2e hôte : *Lestes vigilax* Hagen, d'après Krull (1932).
Hôte définitif : *Rana catesbeiana* Shaw, *R. grylio* Stejneger.

H. asper asper Looss, 1899 :

1er hôte : *Galba truncatula* (O. F. Müller), d'après Dollfus, Doby et Laurent (1961), sans certitude de la part de ces auteurs en ce qui concerne l'espèce exacte d'*Haematoloechus*.

2e hôte : *Calopteryx virgo* L., d'après Sinitzin (1905, 1907).
Pyrrhosoma minimum (Harris), *Agrion pulchellum* (Vanderlinden), *Lestes fuscus* (Vanderlinden), d'après Odening (1958 *b*) sur identification des dessins de Villot (1870).
Culex hortensis Ficalbi, *Culex apicalis* Adams, *Anopheles maculipennis* Meigen, et expérimentalement *Culex torrentium* Martini, *Aedes aegypti* (L.), *Theobaldia sp.*, d'après Dollfus, Doby et Laurent (même remarque qu'à propos du 1er hôte).

Hôte définitif : *R. temporaria*, *R. esculenta*, *R. ridibunda*, *R. arvalis*, *B. bufo*, *B. bombina*.

Pour les trente-cinq autres espèces décrites du genre, les hôtes intermédiaires ne sont pas connus.

Si on dresse un bilan des données rapportées ci-dessus on constate que :

— le premier hôte est généralement un *Planorbidae*, exceptionnellement un *Limneidae*. Signalons cependant que certaines cercaires du groupe « prima » — qui sont probablement des cercaires d'*Haematoloechidae* — parasitent des *Physidae* (on en trouvera la liste dans Rothschild, 1940, ou Dollfus, Doby et Laurent, 1961), et que Smith (1959) a cru identifier une même cercaire d'*Haematoloechus* à la fois chez un *Ancylidae*, *Ferissia parallela* (Haldman) et chez un *Planorbidae*, *Planorbula armigeura* (Say.), en Amérique du Nord;

— le deuxième hôte est, soit un Odonate (ont été citées 8 espèces de Zygoptères et 4 espèces d'Anisoptères), soit un Diptère Nématocère (6 espèces citées).

2. RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

Schéma du cycle.

Le cycle de *H. pyrenaicus* peut, d'après nos recherches, se schématiser ainsi :

— l'œuf, évacué dans le milieu extérieur, éclot dans l'eau;

— le miracidium pénètre chez le Mollusque *Ancylus fluviatilis* (O. F. Müller) où il donne naissance à un sporocyste, puis à des sporocystes-fils;

— les xiphidiocercaires, produites par les sporocystes, s'échappent du Mollusque et pénètrent dans les branchies d'insectes Odonates Anisoptères (*Cordulegaster annulatus*, *Gomphus sp.*, *Aeschna sp.*) ou de Plécoptères (*Perla sp.*, *Nemura sp.*).

— les Amphibiens s'infestent en consommant les insectes.

Vu les connaissances actuelles sur les cycles d'*Haematoloechidae*, ce cycle présente un intérêt particulier.

Source : MNHN, Paris

C'est le premier cycle d'*Haematoloechus* passant de manière authentique par un *Ancylidae*. Il fait donc exception à tous les cycles (ou fragments de cycle) européens connus chez cette famille de Trématodes. En outre, la mention comme 2e hôte intermédiaire de Plécoptères, peu courante chez les Trématodes, est également nouvelle pour cette famille.

Stades larvaires (fig. 10).

SPOROCYSTE (fig. 10 *a*).

Les sporocystes sont contenus en très grand nombre dans l'hépatopancréas du Mollusque, qui est souvent totalement envahi par les parasites.

Ce sont des sacs contournés, de section subcirculaire, mesurant jusqu'à 1,5 sur 0,3 mm, peu mobiles, de couleur blanche. Leur paroi est épaisse de 3 à 5 µ. Ils contiennent des masses cellulaires indifférenciées, des cercaires à différents stades de leur morphogénèse et un petit nombre de cercaires entièrement constituées. Il y a jusqu'à 10 cercaires possédant leur stylet bien formé par sporocyste; ces cercaires se déplacent d'un bout à l'autre de celui-ci.

CERCAIRE (fig. 10 *b-f*) :

Morphologie générale :

C'est une petite xiphidiocercaire appartenant au groupe « prima » de SINITZIN (1905) ou au sous-groupe du même nom de SEWELL (1922), caractérisés par la présence à l'extrémité de la queue d'une membrane ondulante dissymétrique (« fin-fold » des auteurs anglophones). Cette cercaire est dépourvue d'ocelles.

Ses mensurations principales (sur préparations *in toto*) sont les suivantes :

Corps :

— longueur : 160 µ,
— largeur : 105 µ.

Queue :

— longueur : 80 µ,
— largeur : 25 µ.

Ventouse orale : 37 µ.
Ventouse ventrale : 25 µ.
Rapport VO/VV : 1,48.
Stylet : 24 µ.

La cuticule est spinulée avec une extrême finesse sur toute la surface du corps, bien que moins densément dans la région postérieure. La spinulation des cercaires d'*Haematoloechidae* doit en conséquence être regardée comme un élément très suspect pour leur identification spécifique puisque l'adulte d'*H. pyrenaicus* possède une cuticule lisse.

La ventouse orale est sub-terminale ventrale.

La ventouse ventrale est située un peu en arrière du milieu du corps.

La membrane ondulante de la queue est fortement dissymétrique; sur la face ventrale elle s'étend sur le tiers postérieur de l'organe, sur la face dorsale, sur 1/8e postérieur seulement. Elle est finement plissée; on compte environ 5-6 plis ventralement et 2 plis dorsalement.

Organisation interne :

Tube digestif : le pharynx est petit (14 µ de diamètre), précédé par un prépharynx de 7 à 8 µ. L'œsophage mesure 12 µ de longueur; la bifurcation intestinale prend place dans la région pré-acétabulaire. Les cæcums digestifs, toujours délicats à observer, se terminent au voisinage de l'insertion caudale.

La présence d'un prépharynx chez la cercaire (alors qu'il n'apparaît pas chez l'adulte) est en accord avec les autres descriptions de cercaires d'*Haematoloechidae*.

Glandes de pénétration : elles sont au nombre de 10 et bien visibles; il y a 5 cellules glandulaires de chaque côté du corps, dont 2 antérieures et 3 postérieures, se distinguant par l'opacité de leur cytoplasme (plus sombre chez les antérieures). Cela est conforme à ce que l'on connaît des autres cercaires d'*Haematoloechidae;* en particulier, la description très détaillée d'une cercaire attribuée à *H. asper* par DOLLFUS, DOBY et LAURENT (1961) montre la même disposition; chez la cercaire d'*H. similis* cependant il y a 4 glandes antérieures et 2 postérieures, d'après la description de GRABDA (1961). Les canalicules des glandes sont contournés et accolés les uns aux autres de chaque côté; ils aboutissent à la base du stylet.

Glandes kystogènes : elles sont très discrètes et vraisemblablement dispersées en divers endroits du parenchyme.

Appareil excréteur : la formule des flammes vibratiles, relativement facile à établir, est 2[(3 + 3 + 3) + (3 + 3 + 3)] = 36. C'est la formule classique des *Haematoloechidae*. Les canalicules des flammes vibratiles aboutissent dans des canaux collecteurs longitudinaux qui se déversent dans la vessie

Source : MNHN, Paris

par deux courts canaux transverses. La vessie est en Y, le sommet des branches étant au niveau de l'acétabulum; sur le vivant, la branche médiane montre une forte dilatation pulsatile et aboutit au pore excréteur sub-terminal. La dilatation de la branche médiane, très caractéristique, a été également signalée par Dollfus, Doby et Laureut chez la cercaire attribuée à *H. asper*.

Topographie des sensilles :

Les sensilles sont nombreuses, mais, peut-être en raison de la petite taille de cette cercaire, il est difficile d'y mettre en évidence des ensembles aussi précis que chez les espèces précédentes. On peut cependant y distinguer les groupes déjà envisagés :

Groupe péri-oral : environ 75 sensilles, autour de l'orifice du stylet et sur la ventouse orale.

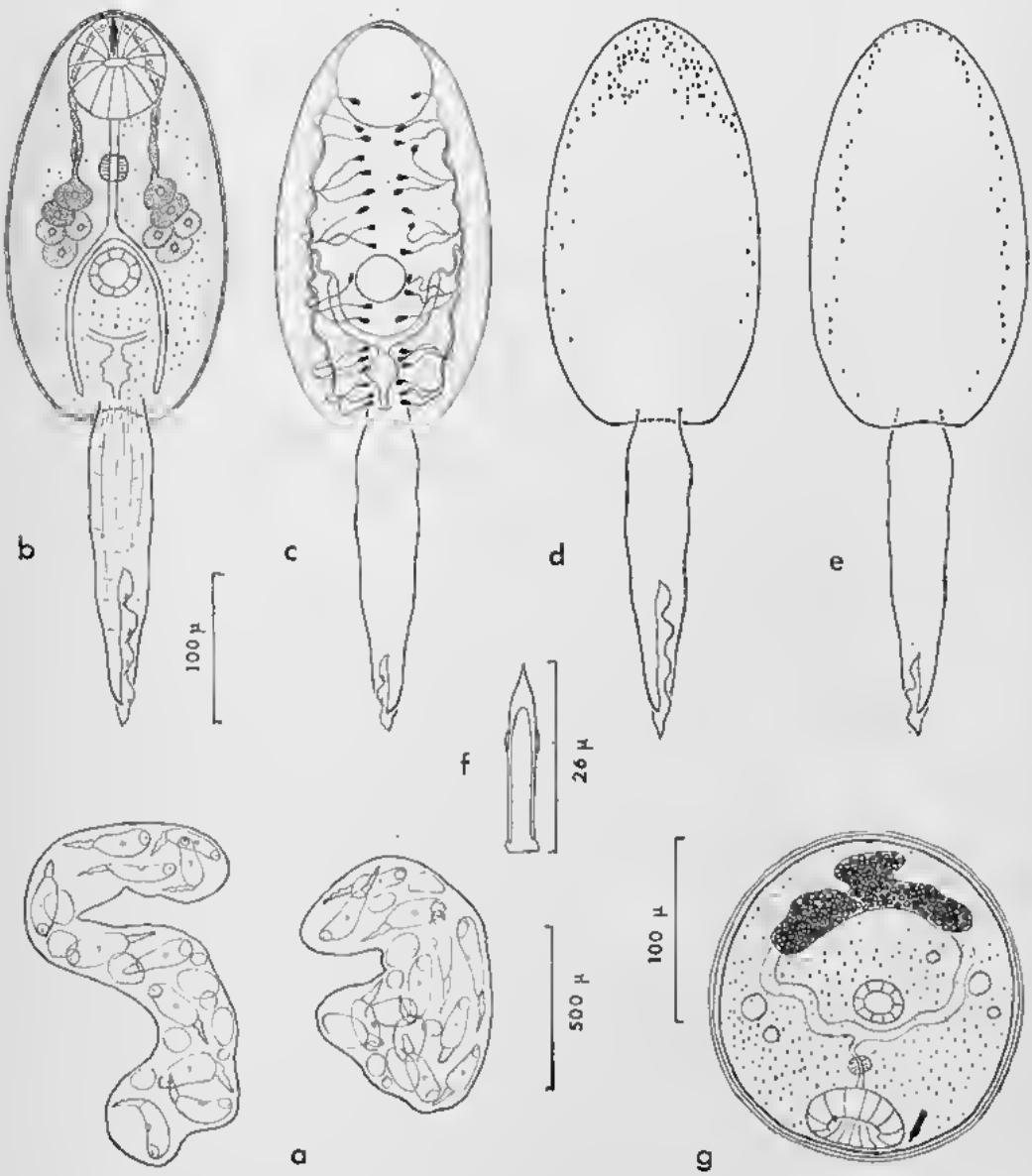


Figure 10

Cycle biologique de *Haematoloechus pyrenaicus* Combes, 1965 :

a. Sporocystes;
b. Cercaire, morphologie générale;
c. Cercaire, système excréteur;
d. Cercaire, sensilles de la face ventrale;
e. Cercaire, sensilles de la face dorsale;
f. Cercaire, stylet;
g. Métacercaire.

Source : MNHN, Paris

Groupe antéro-dorsal : nul.
Groupe médio-dorsal : nul.
Groupes latéro-ventraux : une dizaine de sensilles de chaque côté, très irrégulièrement alignées.
Groupes latéro-dorsaux : très voisins des précédents, mais possédant chacun environ 20 sensilles.
Groupe acétabulaire : apparemment nul.
Groupe caudal : apparemment nul.

MÉTACERCAIRE (fig. 10 *g*) :

La métacercaire est enfermée dans un kyste sphérique de 160 µ de diamètre en moyenne. La paroi du kyste est fine (4 µ) et transparente. On voit distinctement la spinulation de la cuticule, la vessie, bourrée de grains réfringents et le stylet, libre à l'intérieur du kyste.

Hôtes expérimentaux des métacercaires.

RECHERCHE DES HÔTES POSSIBLES :

Comme nous l'avons souligné à propos de la description de l'adulte, *H. pyrenaicus* est de beaucoup le plus rare des Trématodes dont nous avons eu à rechercher le cycle. Bien que nous ayons pu identifier la cercaire en plusieurs stations, une seule de celles-ci (station 49) nous a fourni les *Ancylus* parasités en nombre suffisant pour des recherches expérimentales; encore faut-il signaler que la station réellement exploitable recouvre une dizaine de mètres carrés, et qu'en 1965, nous avons été très près d'épuiser le biotope. Sans doute doit-il exister des gîtes que nous n'avons pas découverts, mais on ne saurait oublier que sur plus de 3.000 Amphibiens (*R. temporaria* et *B. bufo*) examinés dans la région, 20 seulement nous ont livré *H. pyrenaicus*.

Il en résulte que nous avons eu pour ce Digène des possibilités expérimentales inférieures à celles que nous avons eu pour les autres. Le nombre d'espèces que nous avons pu tenter d'infester s'en trouve réduit, et certains hôtes intermédiaires possibles nous ont peut-être échappé.

Résultats négatifs :

Nous avons mis en contact avec les cercaires :

Mollusques : *Ancylus fluviatilis, Galba truncatula, Radix limosa*, var. *glacialis.*

Insectes : larves de Mégaloptères (*Sialis lutaria*);
larves de Trichoptères (*Limnophibus sp., Rhyacophila sp.*);
larves d'Ephéméroptères (*Cloeon sp., Ephemerella sp.; Heptagenia sp.*);
larves d'Odonates Zygoptères (*Agrion sp.*);
larves de Diptères (*Simulium sp., Aedes sp., Chironomus sp.*);

Vertébrés : têtards de *R. temporaria, B. bufo, A. obstetricans.*

Pour aucun des organismes qui précèdent, on n'a observé ni tropisme des cercaires, ni enkystement de celles-ci; l'ingestion de ces organismes par des grenouilles indemnes n'a donné lieu à aucune découverte du parasite.

Résultats positifs :

Nous avons obtenu des résultats positifs avec des larves d'Odonates Anisoptères : *Aeschna sp., Cordulegaster annulatus, Gomphus sp.*, et avec des larves de Plécoptères : *Perla sp.* et *Nemura sp.*

Infestation des larves d'Odonates :

Les cercaires sortant des Mollusques, très agiles et nageant en pleine eau, sont aspirées par le courant d'eau de la chambre rectale et se fixent sur les filaments branchiaux dont celle-ci est tapissée. Lorsqu'on laisse les larves d'Odonates dans un cristallisoir contenant des Ancyles parasités, au bout de deux ou trois jours, les branchies rectales renferment de nombreuses métacercaires. Cela ne signifie pas cependant que toute cercaire ainsi aspirée ait nécessairement le temps de se fixer, car on voit souvent des cercaires qui sont violemment refoulées par le courant de sortie; on a même l'impression que la présence des cercaires entraîne des mouvements respiratoires plus brusques de la part de l'insecte, mouvements qui peuvent aboutir à chasser certains parasites.

Nous n'avons jamais observé de métacercaires au niveau du tube digestif proprement dit.

Source : MNHN, Paris

Infestation des larves de Plécoptères :

Après infestation expérimentale, nous avons retrouvé de nombreuses métacercaires fixées sur les touffes de branchies des larves de *Nemura* et de *Perla*, dans les mêmes conditions que sur les branchies rectales des larves d'Odonates.

Il n'est pas certain que les Plécoptères soient des hôtes naturels du parasite; cependant, il faut remarquer l'affinité — au moins apparente — de structure qui existe entre les branchies rectales des Odonates et les branchies externes des Plécoptères. Ce sont précisément ces organes que parasitent les métacercaires, alors que les branchies des larves d'*Agrion* bien différentes de structure, ne les attirent nullement. C'est davantage la structure de l'organe que la position systématique de l'hôte, qui paraît déterminer la pénétration de cette cercaire.

Destinée des métacercaires :

Avalées par des adultes de *R. temporaria* ou *B. bufo*, les métacercaires donnent de jeunes *Haematoloechus* qui émigrent vers les poumons, parfois rapidement (quelques jours), parfois au bout de plusieurs semaines seulement (nous avons trouvé de très jeunes *Haematoechus* dans le tube digestif trois semaines après l'infestation).

La croissance des parasites paraît très lente, observation déjà faite par Dollfus, Doby et Laurent (1961) pour *H. asper*.

D. — CYCLE BIOLOGIQUE DE *GORGODERA EUZETI*

1. GÉNÉRALITÉS

Bien que les *Gorgoderidae*, et en particulier les espèces du genre *Gorgodera* soient des parasites très communs vivant au surplus chez des hôtes faciles à se procurer, les espèces dont les cycles ont été étudiés sont peu nombreuses et il règne encore beaucoup de confusion dans la distinction des stades larvaires.

Le cycle de *Gorgodera* le mieux connu est celui de l'espèce nord-américaine *Gorgodera amplicava* Looss, 1899, qui a été étudié par Krull (1933, 1935, 1936), Martin (1937) et Goodchild (1945, 1948).

Le premier hôte de *G. amplicava* est un Mollusque Lamellibranche *Sphaeriidae*, *Musculium partumeium* (Say), pour lequel la spécificité paraît étroite, puisque Goodchild (1948) a observé que deux autres *Sphaeriidae*, dont un du genre *Musculium*, vivant dans le même biotope que les *M. partumeium* infestés, n'étaient jamais parasités.

Le deuxième hôte est, au contraire, très variable. Il peut être :

— un Mollusque Gastéropode appartenant aux genres *Helisoma*, *Physa*, *Limnaea*, *Pseudosuccinea* (Krull, 1935, 1936; Goodchild, 1943);

— un Crustacé du genre *Cambarus* (Martin, 1937);

— un têtard d'Amphibien Anoure, *Rana catesbeiona* Shaw, *R. clamitans* Latreille, *R. palustris* Leconte, *Hyla versicolor* Leconte (Goodchild, 1943).

L'hôte définitif est un Amphibien Anoure, *R. catesbeiana*, *R. clamitans*, *R. palustris*, *R. pipiens brachycephala* (Schreber), *R. pipiens sphenocephala* Cope, *Bufo americanus* Holbroock ou un Amphibien Urodèle, *Ambystoma maculatum* (Shaw) [Goodchild, 1943].

Ce que l'on sait des autres cycles de *Gorgodera*, particulièrement d'après les travaux de Sinitzin (1905) sur *G. pagenstecheri* et *G. varsoviensis* et de Wesenberg-Lund (1934) confirme que le premier hôte est un *Sphaeriidae* et que le deuxième hôte peut être un Odonate.

Des stades larvaires de *Gorgoderidae* ont été signalés et décrits dès le milieu du XIX^e^ siècle sous le nom de *Cercaria macrocerca* par De Filippi (1854), Wagener (1857) et Thiry (1859). Sinitzin (1905) a établi la relation entre les cercaires « macrocerques » et les *Gorgoderidae*. Par la suite, divers auteurs ont essayé de classifier les différents types reconnus de cercaires macrocerques. Les travaux principaux sont ceux de Luhe (1909), Sewell (1922), Miller (1936), Goodschild (1943). Ce dernier auteur donne (p. 71) une clé de détermination des cercaires de *Gorgoderidae*.

Source : MNHN, Paris

2. RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

Schéma du cycle.

D'après nos recherches expérimentales, le cycle de *G. euzeti* se déroule comme suit :

— l'œuf, évacué dans le milieu extérieur, éclot dans l'eau;

— le miracidium pénètre dans les filaments branchiaux d'un Mollusque *Sphaeriidae*, *Pisidium casertanum*, où il donne naissance à deux générations de sporocystes;

— les cercaires macrocerques s'échappent des sporocystes et sont mangées par une larve d'Insecte (*Sialis lutaria*) ou par un têtard d'Anoure, chez lesquels elles s'enkystent;

— les métacercaires formées demeurent dans le corps de l'insecte ou du têtard jusqu'à leur métamorphose; l'Amphibien adulte s'infeste en consommant les organismes porteurs de métacercaires,

Stades larvaires (fig. 11).

Sporocyste (fig. 11 *a*) :

Les sporocystes sont en nombre relativement restreint (jusqu'à 25 par Mollusque).

Ils se présentent comme des sacs incolores, très peu mobiles, mesurant de 0,8 à 2,0 mm de longueur sur 0,3 à 0,6 mm de largeur. Ils sont fixés par une de leurs extrémités aux filaments branchiaux du Mollusque, principalement dans la région basale de ceux-ci. Il n'est pas certain que l'épithélium des filaments branchiaux recouvre les sporocystes.

Chaque sporocyste contient de très nombreuses cercaires à différents stades de leur morphogénèse; ces stades sont en tous points identiques à ceux que Goodchild a minutieusement décrits chez *G. amplicava* (1943, p. 420-421).

Cercaire (fig. 11 *b-f*) :

Le corps de la cercaire est enfermé dans une chambre d'invagination formée par la région antérieure de la queue; celle-ci, démesurément développée, comprend une dilatation proximale et une longue partie distale terminée par un petit renflement. Vu son importance, l'étude de la queue fera l'objet d'un paragraphe particulier, à la suite de la description du corps cercarien.

Morphologie générale :

Les mensurations principales sont les suivantes (dimensions moyennes d'après 20 exemplaires montés en préparations) :

Longueur : 290 μ.
Largeur : 120 μ.
Ventouse orale : 52 μ.
Ventouse ventrale : 65 μ.
Rapport VO/VV : 0,80.
Stylet : 22 μ.

Sur le vivant, lorsque la cercaire sort de la chambre d'invagination, sa longueur peut atteindre le double de la longueur moyenne indiquée ci-dessus.

La cuticule est lisse, mais les ventouses portent, à leur ouverture, de petits prolongements en bâtonnets mesurant 12 à 13 μ de longueur; ces prolongements ont été figurés par Sinitzin (1905) chez diverses cercaires de *Gorgoderidae* et par plusieurs auteurs à sa suite. Ces prolongements sont toujours immobiles; ils sont très densément insérés sur toute la zone qui forme la concavité de chacune des deux ventouses. Il n'existe pas de bouton cuticulaire à la base de ces prolongements en bâtonnets comme c'est le cas pour les sensilles.

Organisation interne :

Appareil digestif : il n'existe pas de pharynx; l'œsophage est long; les caecums, peu apparents, s'étendent jusqu'au voisinage de l'extrémité postérieure du corps.

Glandes de pénétration : on compte 12 glandes de pénétration (6 de chaque côté), difficilement visibles. Les canaux des glandes vont déboucher à la base du stylet; auparavant, les deux groupes de canaux correspondant à chacun des côtés du corps, se rapprochent du plan de symétrie au niveau de l'œsophage.

Glandes kystogènes : elles sont abondantes et gênent beaucoup l'observation des autres organes.

Appareil excréteur : les flammes vibratiles sont très nombreuses et, vu l'opacité du parenchyme, il est très délicat de les compter. Nous croyons pouvoir affirmer cependant, d'après nos observations, que le système excréteur comprend 2[8(4)] = 64 flammes, comme chez les autres *Gorgoderidae* pour lesquels

Source : MNHN, Paris

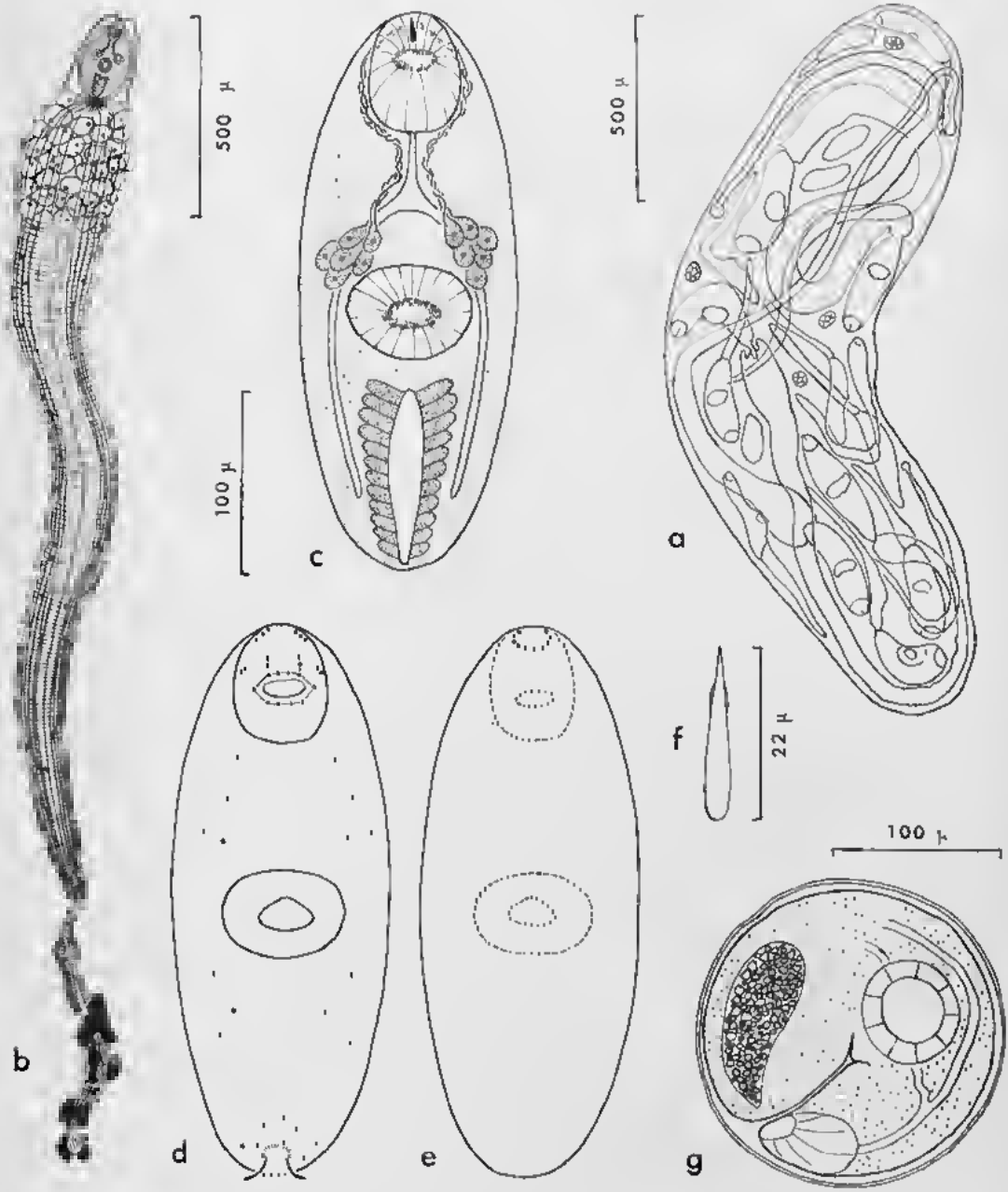


FIGURE 11

Cycle biologique de *Gorgodera euzeti* :

a. Sporocystes;
b. Cercaire complète, morphologie générale;
c. Corps cercarien seul, morphologie générale;
d. Cercaire, sensilles de la face ventrale
e. Cercaire, sensilles de la face dorsale;
f. Cercaire, stylet;
g. Métacercaire.

Source : MNHN, Paris

cette formule a été recherchée, et en particulier, comme chez *C. amplicava*, d'après Byrd, Venard et Reiber (1940). Les canaux collecteurs aboutissent à une vessie tubulaire, bordée par de grandes cellules à cytoplasme finement granuleux, disposition caractéristique chez cette variété de cercaires.

Topographie des sensilles :

Chez cette espèce, les sensilles sont peu nombreuses, mais les boutons cuticulaires sont relativement gros; ils se mettent très bien en évidence par la méthode de Ginetsinskaya et Dobrovolski, même lorsque le corps cercarien est à l'intérieur de la chambre d'invagination.

Deux groupes de sensilles seulement sont représentés :

Groupe péri-oral : il existe autour de l'ouverture buccale, un cercle de 10 sensilles, auxquelles se rattachent quatre groupes de deux sensilles chacun, deux au-dessus de la bouche et deux sur les côtés; serrées autour de l'orifice du stylet, on observe un amas de 12 à 15 sensilles.

Groupes latéro-ventraux : de chaque côté du corps, il existe une ligne de 10 à 12 sensilles, formant trois sous-groupes à peu près égaux : pré-acétabulaire, post-acétabulaire et péri-caudal.

Tous les autres groupes, définis chez les précédentes cercaires, sont nuls, y compris le groupe caudal.

Cette disposition est assez voisine de celle que l'on retrouve dans les figures de Sinitzin (1905) pour diverses cercaires macrocerques, et de celle qu'indique Goodchild (1939) pour *Cercaria conica*, cercaire de *Phyllodistomum solidum*, autre *Gorgoderidae*. Cependant, Sinitzin d'une part, Goodchild d'autre part, observent deux cercles de 10 sensilles autour de l'orifice buccal (alors qu'il n'existe jamais qu'un seul cercle chez la cercaire de *G. euzeti*) et 6 sensilles sur l'acétabulum (qui n'existent pas ici).

Structure de la queue :

De l'extrémité antérieure de la chambre d'invagination jusqu'à sa terminaison postérieure, la queue mesure entre 2,9 et 3,2 mm. En arrière de la chambre d'invagination, il existe un renflement proximal mesurant en moyenne 250 μ de largeur. En arrière de ce renflement, la largeur de la queue est d'environ 195 μ; elle décroît régulièrement jusqu'au voisinage de l'extrémité distale où elle n'est plus que de 70 à 80 μ. La queue se termine par un petit renflement globuleux, particulièrement visible sur les cercaires qui viennent de s'échapper du sporocyste, et déjà présent sur la cercaire à l'intérieur même du sporocyste. Ce renflement et la partie de la queue qui le précède immédiatement possèdent des propriétés adhésives; la cercaire peut ainsi se fixer sur la coquille de *Pisidium* ou à défaut sur tout autre objet. Lorsqu'on examine une cercaire évacuée depuis quelques heures, cette région de la queue est toujours couverte de débris variés; elle prend un aspect boudiné, à la suite probablement des mouvements rythmiques effectués par la cercaire fixée.

La queue est constituée par un manchon de fibrilles musculaires enserrant un réseau très lâche de cellules étoilées. Les fibrilles musculaires sont, les unes longitudinales internes, les autres transversales périphériques. La planche 5 (en haut) représente une photographie de ces fibrilles.

Les fibrilles longitudinales partent du point où la queue se rattache au corps cercarien; vers l'arrière, elles se raréfient jusqu'à disparaître au niveau du renflement sphérique terminal. Elles sont extrêmement fines (2 μ) et séparées les unes des autres par des espaces réguliers de 10 μ environ. Tout le long de la queue, sauf au niveau de la dilatation basale, il existe dans la zone médio-dorsale et dans la zone médio-ventrale un espace plus large (80 μ) dépourvu de fibrilles longitudinales. Il se forme des anastomoses entre les fibrilles longitudinales sur le parcours desquelles on observe des renflements nucléés.

Les fibrilles transversales sont encore plus fines que les précédentes (1/3 μ ?) et plus rapprochées (écartement : 5 μ); elles sont présentes d'un bout à l'autre de la queue, et anastomosées entre elles par endroits (voir planche 5).

Le réseau situé au-dessous des fibrilles est extrêmement lâche; il est constitué de cellules très irrégulières mesurant jusqu'à 30 μ dans leur plus grande dimension, à gros noyau (7 μ), à cytoplasme finement granuleux, réunies les unes aux autres par de très fins prolongements. Ces cellules ont l'aspect de neurones dans leur schéma le plus classique. Il semble qu'un prolongement issu de ces cellules chemine sur la face dorsale et sur la face ventrale, au milieu de l'espace dépourvu de fibrilles longitudinales (planche 5).

La dilatation proximale de la queue renferme de grosses cellules (20 μ) à noyau clair, rattachées à la paroi de la queue par certains points de leur membrane; ces cellules, selon l'état de contraction de la queue, peuvent apparaître sphériques ou polyédriques.

Métacercaire (fig. 11 *g*) :

La métacercaire est enfermée dans un kyste sphérique de 190 μ de diamètre environ, à paroi mince (3-4 μ); la vessie, bourrée de granules réfringents, et parfois les cæcums digestifs sont visibles, mais on n'observe pas d'ébauche des organes génitaux.

Hôtes expérimentaux des métacercaires.

Les cercaires, fixées par l'extrémité de la queue à une valve du *Pisidium* ou sur un quelconque support, ne vont pas à la rencontre de l'hôte dans lequel elles doivent s'enkyster. Il est nécessaire qu'elles soient mangées par l'organisme adéquat.

Source : MNHN, Paris

L'étude expérimentale du cycle est ainsi rendue délicate, car la captivité au laboratoire peut modifier le comportement de certains des animaux que l'on met en contact avec les cercaires. D'autre part, un *Pisidium* parasité fournit, au mieux, cinq à six cercaires par 24 h et le plus souvent une ou deux seulement. Il est donc difficile d'affirmer qu'une tentative d'infestation est négative, car on peut parfois douter que des corps cercariens aient été effectivement ingérés. La cercaire ne manifestant pas de tropisme décelable pour les organismes chez lesquels elle s'enkyste, on peut parler de recherche des hôtes possibles, mais non des hôtes préférentiels.

Recherche des hôtes possibles :

Résultats négatifs :

Les organismes suivants ont ingéré des cercaires sans que nous puissions mettre en évidence une évolution ultérieure du parasite :

— larves de *Cordulegaster sp.*
— larves d'*Aeschna sp.*
— larves d'*Agrion sp.*

Résultats positifs :

Nous avons obtenu la formation de métacercaires d'une part chez les larves de *Sialis*, d'autre part chez les têtards de *R. temporaria* et de *B. bufo*.

Chez les *Sialis*, les métacercaires se trouvent dans les tissus qui entourent le tube digestif, souvent dans le tissu adipeux de l'insecte, soit dans le thorax, soit dans l'abdomen. Il n'est pas rare de rencontrer les métacercaires par petits groupes de deux ou trois.

Chez les têtards, les métacercaires sont situées contre la tunique séreuse du tube digestif, presque toujours à son début, parfois même dans la région pharyngienne.

On peut penser que, aussitôt ingérées, les cercaires sortent de leur chambre d'invagination, pénètrent dans la muqueuse du tube digestif et traversent celui-ci pour s'enkyster à son voisinage.

Chez les têtards comme chez les *Sialis*, les métacercaires subsistent sans altération après la métamorphose de l'hôte.

Destinée des métacercaires :

Lorsque les *Sialis* ou les jeunes grenouilles sont ingérées par les Amphibiens adultes, les métacercaires se libèrent de leurs kystes et gagnent la vessie urinaire. Les ébauches des organes génitaux deviennent visibles au bout de deux semaines et, à la fin du premier mois, les jeunes Digènes mesurent jusqu'à 2,0 mm de longueur.

En aucun cas, les métacercaires ne se dékystent spontanément chez le jeune Amphibien.

E. — CYCLE BIOLOGIQUE DE *GORGODERINA VITELLILOBA*

1. — GÉNÉRALITÉS

Le cycle de *Gorgoderina vitelliloba* a fait l'objet d'un petit nombre de travaux qui montrent qu'il y a accord général sur le premier hôte intermédiaire, Mollusque lamellibranche de la famille des *Sphaeriidae, Sphaerium* ou *Pisidium*.

L'accord n'existe plus à propos du deuxième hôte : selon Sinitzin (1905), les cercaires s'enkystent chez une larve d'Odonate; selon Lees (1953), elles s'enkystent chez les têtards d'Anoures. Joyeux et Baer (1948) ont décrit une cercaire de *Gorgoderidae* qu'ils supposent être celle de *G. vitelliloba*, et qui s'enkyste également chez les têtards d'Anoures.

Chez l'espèce américaine *Gorgoderina attenuata* (Stafford, 1902), dont le cycle a été élucidé par Rankin (1939), les métacercaires se forment également chez les têtards.

En dehors des travaux concernant l'ensemble du cycle, ou du moins ne laissant aucun doute quant à l'identité du Trématode, de nombreux auteurs ont signalé des stades larvaires

Source : MNHN, Paris

de *Gorgoderidae* (cercaires de type macrocerque), dont certains appartiennent peut-être à *G. vitelliloba*. Nous renvoyons au chapitre précédent pour les mises au point qui les concernent.

L'hôte définitif de *G. vitelliloba* est soit un Amphibien Anoure, soit plus rarement, un Amphibien Urodèle. Lees et Mitchell (1964) ont montré qu'avant de gagner la vessie, les jeunes Digènes peuvent faire un détour par l'appareil rénal.

2. RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

Schéma du cycle.

D'après nos recherches expérimentales, le cycle de *G. vitelliloba* se déroule comme suit :

— l'œuf, évacué dans le milieu extérieur, éclot dans l'eau;

— le miracidium pénètre dans les filaments branchiaux d'un Mollusque *Sphaeriidae* du genre *Pisidium* où il donne naissance à deux générations de sporocystes;

— les cercaires macrocerques s'échappent des sporocystes et sont mangées par un têtard d'Anoure ou par une larve d'Insecte (*Sialis lutaria*), chez lesquels elles s'enkystent;

— les métacercaires demeurent dans le corps du têtard ou de l'Insecte jusqu'à leur métamorphose; l'Amphibien adulte s'infeste en consommant les organismes porteurs de métacercaires.

Stades larvaires (fig. 12).

Sporocyste (fig. 12 *a*) :

On rencontre ordinairement de 10 à 25 sporocystes par Mollusque parasité.

Les sporocystes sont des sacs incolores, allongés, peu contournés, de section transversale subcirculaire, fixés à la base des filaments branchiaux du Mollusque. Ils sont très semblables aux sporocystes de *G. euzeti* mais leurs dimensions sont moins élevées : 0,7 à 1,4 mm de longueur sur 0,2 à 0,5 mm de largeur.

Cercaire (fig. 12 *b-f*) :

L'allure générale rappelle beaucoup celle de la cercaire de *G. euzeti* : le corps cercarien est enfermé dans une chambre d'invagination formée par la partie antérieure de la queue; celle-ci comprend une dilatation proximale et une longue partie distale; mais celle-ci est simplement arrondie à son extrémité et ne comporte pas de renflement terminal comme chez *G. euzeti*.

Morphologie générale :

Les mensurations principales concernant le corps cercarien sont les suivantes (dimensions moyennes d'après 20 exemplaires montés en préparations) :

Longueur : 350 µ.
Largeur : 140 µ.
Ventouse orale : 65 µ.
Ventouse ventrale : 94 µ.
Rapport VO/VV : 0,70.
Stylet : 27 µ.

La cercaire vivante peut s'allonger jusqu'à atteindre une longueur de 700 µ.

La cuticule est lisse. Les ventouses portent, aur le pourtour de leur concavité, des prolongements en bâtonnets identiques à ceux que nous avons décrits chez *G. euzeti*.

Organisation interne :

L'appareil digestif, les glandes de pénétration, les glandes kystogènes et l'appareil excréteur nous ont paru en tous points semblables à ceux de la cercaire de *G. euzeti*. En particulier, le nombre des protonéphridies, très difficile à établir, nous paraît être de 64. Chez aucune des deux cercaires, on ne voit d'ébauches génitales, susceptibles d'aider à leur identification.

Topographie des sensilles :

Ici encore, nous renvoyons à la description donnée pour *G. euzeti*; les groupes latéro-ventraux sont simplement un peu moins fournis (8 à 10 sensilles seulement de chaque côté).

Source : MNHN, Paris

Structure de la queue :

La queue mesure de 2,8 à 3,0 mm de longueur. La dilatation proximale, moins marquée en général que chez *G. euzeti*, mesure environ 220 μ de diamètre. En arrière de cette dilatation proximale, la largeur de la queue est de 180 μ; elle diminue régulièrement vers l'arrière et n'est plus que de 50 μ au voisinage de l'extrémité postérieure; nous rappelons que celle-ci est arrondie, sans renflement globuleux. La région distale de la queue ne se fixe pas à la coquille du *Pisidium* ou à des particules de vase, comme dans le cas de *G. euzeti* : la cercaire est libre et nageante.

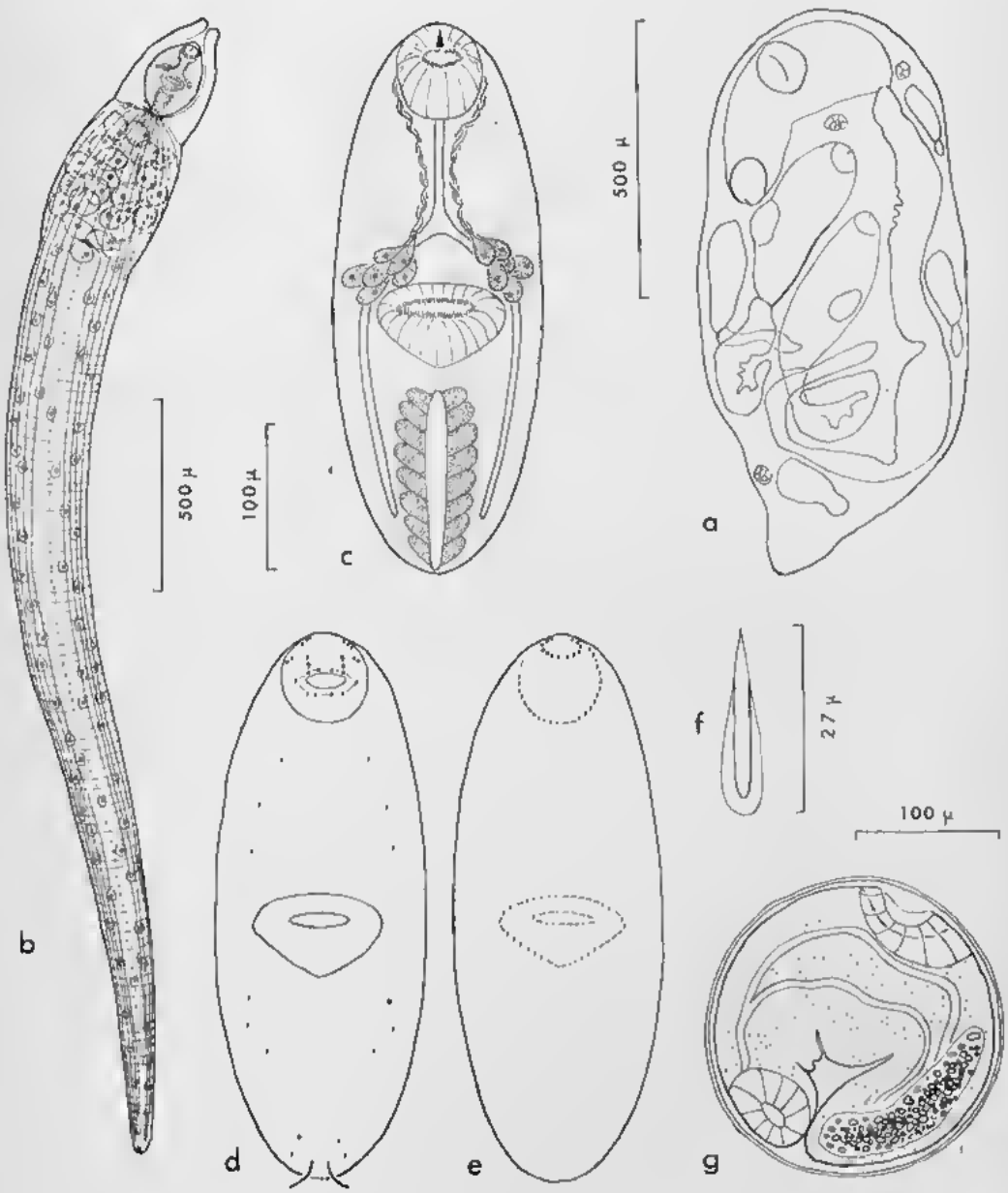


FIGURE 12

Cycle biologique de *Gorgoderina vitelliloba* :

a. Sporocyste;
b. Cercaire complète, morphologie générale;
c. Corps cercarien seul, morphologie générale;
d. Cercaire, sensilles de la face ventrale;
e. Cercaire, sensilles de la face dorsale;
f. Cercaire, stylet;
g. Métacercaire.

Source : MNHN, Paris

La structure de la queue est semblable dans ses grandes lignes à celle de la cercaire de *G. euzeti* ; on retrouve les fibrilles musculaires longitudinales et transversales, le réseau de cellules étoilées, les cellules qui remplissent le renflement proximal. Nous avons noté les légères différences suivantes :

— les noyaux des fibrilles musculaires forment des dilatations plus marquées que chez *G. euzeti* ; ces dilatations sont comme suspendues à l'intérieur de la queue;

— les cellules étoilées sont en général plus grosses et leur cytoplasme est davantage granuleux chez *G. vitelliloba* ; ces cellules sont visibles sur la planche 5 (en bas).

— les cellules de la dilatation proximale sont plus lâches chez *G. vitelliloba*.

La planche 5 montre deux photographies prises sur le vivant et représentant la structure de la queue des cercaires de *G. euzeti* (en haut) et de *G. vitelliloba* (en bas). On y voit les différences concernant les noyaux des fibres musculaires et les dimensions des cellules étoilées.

Caractères distinctifs des cercaires de G. euzeti *et* G. vitelliloba :

Si on résume les caractères distinctifs des cercaires de *G. euzeti* et *G. vitelliloba*, on constate qu'il peut y avoir une réelle difficulté à les distinguer lorsqu'on les utilise dans des expériences d'infestation. On dispose des trois caractères principaux suivants :

G. euzeti	*G. vitelliloba*
Cercaire fixée Queue avec extrémité pourvue d'un petit renflement Rapport ventousaire = 0,80	Cercaire libre Queue avec extrémité arrondie Rapport ventousaire = 0,70

Les autres caractéristiques (longueur du stylet, structure histologique de la queue) sont pratiquement impossibles à utiliser lorsqu'on ne peut pas monter les cercaires en préparations microscopiques.

Encore doit-on ajouter que l'aspect de la queue des cercaires varie sensiblement suivant leur nombre d'heures de vie : les renflements nucléés décrits chez *G. vitelliloba* ont tendance à s'estomper au bout de quelques heures.

Le caractère « fixé » ou « libre » de la cercaire est lui-même susceptible d'exceptions ; il arrive que des cercaires de *G. euzeti* nagent librement, faute de s'être fixées sur des débris suffisamment volumineux; il arrive aussi que des cercaires de *G. vitelliloba* puissent adhérer par accident à des particules de vase plus ou moins muqueuses, rejetées par les Pisidies.

Nous pensons qu'il est bon de souligner les ressemblances très grandes qui existent entre des cercaires appartenant à deux genres différents; ces ressemblances nous font paraître très illusoires toutes les hypothèses de détermination qui peuvent être faites sur des cercaires macrocerques sans expérimentation jusqu'à obtention de l'adulte correspondant.

MÉTACERCAIRE (fig. 12 *g*) :

La métacercaire est enfermée dans un kyste sphérique de 190 µ de diamètre, à paroi mince (3-4 µ) ; la vessie est bourrée de granules réfringents. Même si l'on croit pouvoir apprécier le rapport ventousaire à travers la paroi du kyste, il nous semble impossible de distinguer de manière catégorique les métacercaires de *G. vitelliloba* de celles de *G. euzeti*.

Hôtes expérimentaux des métacercaires.

Bien que libres, les cercaires ne paraissent manifester aucun tropisme vers les organismes susceptibles de permettre leur enkystement. Comme dans le cas de *G. euzeti*, la recherche des hôtes possibles est donc délicate et il est possible que les seconds hôtes intermédiaires convenables soient plus nombreux que nous ne les avons découverts.

Un autre écueil de ces expériences réside dans une confusion possible des cercaires de *G. euzeti* et de *G. vitelliloba*. Pour éviter cette source d'erreur nous avons toujours déterminé les cercaires utilisées avec le plus grand soin et, en ce qui concerne *G. vitelliloba*, nous avons effectué les expériences avec des lots de cercaires provenant de la station 57 où nos examens et prélèvements ont tous fourni *G. vitelliloba* comme seul *Gorgoderidae*.

Source : MNHN, Paris

Recherche des hôtes possibles :

Résultats négatifs :

Les organismes suivants ont ingéré des cercaires sans que nous puissions mettre en évidence une évolution ultérieure du parasite :

— larves de *Cordulegaster sp*;
— larves de *Aeschna sp.*

Résultats positifs :

Nous avons observé l'enkystement des cercaires chez les têtards d'Anoures (*R. temporaria* et *B. bufo*) et chez les larves de *Sialis*. Chez ces deux types d'hôtes, les mêmes que ceux que nous avons déterminé pour *G. euzeti*, les zones d'enkystement sont identiques à celles de l'espèce précédente. Chez les têtards, on parvient à obtenir, en multipliant les infestations un véritable manchon de métacercaires autour du tube digestif et dans le tissu conjonctif voisin. Chez les *Sialis*, les métacercaires sont presque toujours dans le tissu adipeux des régions thoracique et abdominale.

Les métacercaires ne subissent aucune altération au moment de la métamorphose de l'hôte intermédiaire.

Destinée des métacercaires :

Lorsque les jeunes Amphibiens ou les *Sialis* sont ingérés par un Amphibien adulte, les métacercaires se libèrent des kystes et gagnent l'appareil urinaire. Les ébauches des organes génitaux ne devenant clairement identifiables qu'au bout de deux semaines environ, comme chez *G. euzeti*, nous avons toujours pratiqué les autopsies des grenouilles 15 jours au moins après les tentatives d'infestation expérimentale, de manière à être certain de ne pas confondre les deux espèces.

CHAPITRE III

ÉCOLOGIE DES CYCLES

A. — *GÉNÉRALITÉS*

1. DIFFÉRENTS ASPECTS DE L'ÉCOLOGIE D'UN CYCLE

Classification des facteurs écologiques.

Parler d' « écologie d'un cycle », c'est envisager l'étude des facteurs écologiques intervenant au cours des étapes successives de ce cycle. Ces facteurs agissent non seulement sur le parasite, mais également sur les hôtes, c'est-à-dire l'ensemble des organismes vivants directement et nécessairement impliqués dans le cycle. Nous proposons donc de désigner de manière pratique parasite et hôtes sous le nom d' « organismes du cycle ».

Les facteurs intervenant sur les organismes du cycle relèvent soit de la *mésologie*, soit de l'*éthologie*.

Par *mésologie*, nous entendons l'étude des « facteurs extrinsèques, abiotiques et biotiques » (Rioux, 1958), qui influent favorablement ou défavorablement sur les organismes du cycle. Il s'agit de caractéristiques macro-climatiques, micro-climatiques et physico-chimiques, de la végétation, des proies, des prédateurs, des agents pathogènes, etc. L'action de ces facteurs extrinsèques, sur le parasite d'une part, sur chacun des hôtes d'autre part, devra être formellement distinguée. On peut remarquer dès maintenant que pour le parasite une partie des facteurs extrinsèques est le fait de l'hôte (physico-chimie d'un organe en tant que niche écologique) et que pour l'hôte une partie des facteurs extrinsèques est le fait du parasite (effets pathologiques).

Source : MNHN, Paris

Par *éthologie*, nous entendons l'étude des particularités présentées par le comportement des organismes du cycle et conditionnant certains processus de ce dernier. Comme précédemment, on distinguera le comportement du parasite lui-même (tropisme par exemple) et le comportement de chacun des hôtes (prédation d'un hôte intermédiaire par l'hôte définitif par exemple). Souvent les comportements de deux ou plusieurs organismes distincts concourrent, bien qu'indépendants, à la réalisation d'un même processus du cycle (mouvements d'un stade libre du parasite attirant un hôte par exemple).

Il est bon de remarquer que certains facteurs, plus spécialement responsables de la répartition et de la dispersion du parasite, peuvent être considérés comme relevant de la *chorologie;* il s'agira par exemple du pouvoir d'expansion de l'espèce, de l'existence de barrières écologiques, biotiques ou abiotiques, la chorologie étant l'étude de la répartition et de la dispersion des êtres vivants.

L'étude écologique d'un cycle représente une tentative d'intégration des études écologiques partielles concernant chaque stade de développement du parasite et chacun des hôtes. Bien que chacune de ces analyses écologiques doive être abordée séparément, préalablement à toute tentative de synthèse, le but poursuivi (écologie du cycle dans son ensemble) ne doit pas être perdu de vue. Pour cette raison, nous pensons qu'il est souhaitable de grouper les problèmes écologiques concernant le cycle d'après leurs affinités, en distinguant :

— l'écologie des organismes, qui relève principalement de la mésologie et comprendra essentiellement l'étude des biotopes (biotopes des stades libres, des stades parasites, des hôtes);

— l'écologie de la transmission, qui relève principalement de l'éthologie et sera en quelque sorte l'étude des changements de milieu.

On doit noter qu'un cycle parasitaire se déroulant nécessairement dans une série de milieux souvent très complexes, son étude devrait être placée d'emblée sous le signe de l'écologie. En ce sens, l'expression « écologie d'un cycle » semble superflue. Toutefois, dans leur grande majorité, les cycles d'Helminthes ne sont connus qu'expérimentalement, c'est-à-dire dans un environnement fondamentalement artificiel. C'est aux études réalisées conjointement au laboratoire et sur le terrain, donc replaçant les diverses parties du cycle dans leurs biocénoses respectives, que nous réservons l'appellation d' « écologie du cycle ».

Dans ce qui suit, nous prendrons le plus souvent comme référence pratique le cycle d'un Trématode Digène de type classique, c'est-à-dire comportant trois stades libres (œuf, miracidium, cercaire) dans le milieu aquatique, et trois stades parasites (sporocyste ou rédie, métacercaire, adulte) dans des milieux hôtes différents.

Nous envisagerons successivement, ainsi que nous l'avons proposé, l'écologie des organismes et l'écologie de la transmission.

Écologie des organismes.

Écologie du parasite :

La succession des milieux :

Les Trématodes occupent au cours de leur développement une série de milieux différents, leur étude écologique nécessite une analyse particulière des biotopes correspondant à chaque stade du cycle biologique.

D'après le caractère fondamental de ces milieux (milieu extérieur ou milieu-hôte), on distingue :

— les stades libres, au cours desquels le parasite est directement soumis aux influences du milieu extérieur. Ainsi, un miracidium ou une cercaire font partie du plancton : à ce titre, ils subissent des influences physico-chimiques et des prédations de la part d'organismes étrangers au cycle proprement dit;

— les stades parasites, chez lesquels le milieu est représenté par l'hôte ou plus exactement par un de ses organes (parfois successivement plusieurs). Les facteurs essentiels du

Source : MNHN, Paris

milieu y sont d'ordre biochimique. Notons cependant qu'un facteur du milieu extérieur peut atteindre un stade parasite aussi directement que s'il s'agissait d'un stade libre : c'est le cas de la température pour les parasites d'organismes poïkilothermes.

L'exigence vis-à-vis des milieux :

Au cours de ses stades libres comme au cours de ses stades parasites, chaque espèce admet une certaine variabilité des conditions de milieu, et son exigence peut être très différente suivant les cas : c'est pourquoi, au cours de son cycle biologique, une même espèce d'Helminthe peut être successivement eurytope ou sténotope (1), suivant le stade considéré.

En ce qui concerne plus spécialement les stades parasites, on parle de spécificité parasitaire plus ou moins étroite, suivant leur exigence plus ou moins grande pour une espèce ou un groupe d'espèce d'hôtes. Cette spécificité, que l'on a coutume de désigner sous le nom de spécificité systématique, dépend en principe de facteurs intrinsèques propres au parasite et non de facteurs extrinsèques, tels que le milieu dans lequel évoluent les hôtes ou le comportement de ces derniers.

La spécificité systématique, quelle que soit son origine, reflète fréquemment les faibles potentialités adaptatives des organismes parasites, mais ces potentialités sont difficiles à évaluer lorsque l'évolution n'a laissé subsister d'un phyllum qu'un petit nombre d'hôtes disponibles.

DUBININA (1964) s'est attachée à dégager des idées générales concernant la spécificité systématique chez les divers groupes d'Helminthes, à leurs différents stades de développement.

Nous renvoyons à cet auteur qui a résumé (p. 9 à 11) sous forme de tableaux les caractéristiques de la spécificité (« wide specifity », « narrow specifity », « relatively limited specifity ») principalement chez les Monogènes, les Cestodes, les Digènes et les Acanthocéphales.

On doit remarquer que :

— lorsque l'infestation de l'hôte est le fait du parasite (infestation active), elle se traduit par un comportement sélectif (tropisme) : sauf cas d' « impasse », le parasite parvient alors dans un milieu convenable;

— lorsque l'infestation de l'hôte est le fait de ce dernier (infestation passive), le parasite est livré aux hôtes défavorables dont le comportement est semblable à celui de l'hôte favorable : il y a alors disparition de ceux des parasites qui se trouvent prisonniers dans un milieu ne répondant pas à leur exigence.

Il n'est pas exclu cependant que, dans une population parasitaire, quelques individus soient doués de facultés adaptatives supérieures à celles de l'ensemble. Ces individus pourraient être à l'origine de races géographiques dont le cycle paraîtrait en contradiction avec certaines données expérimentales.

ÉCOLOGIE DES HÔTES :

En tant qu'être vivant, chacun des hôtes, intermédiaire ou définitif, possède ses exigences écologiques propres. Ces dernières peuvent n'avoir que des rapports lointains avec celles du parasite, mais doivent être étudiées avec autant de soin pour la compréhension de l'écologie du cycle, puisque tel facteur du milieu, agissant sur l'un des hôtes, peut orienter ou même conditionner le déroulement du cycle.

Il est donc essentiel d'analyser, comme à propos de l'écologie du parasite, à la fois la succession des milieux (milieu aquatique, puis milieu aérien, par exemple) et l'exigence vis-à-vis des milieux (qualité de la végétation par exemple).

L'intérêt de l'écologie des hôtes dans le cycle du parasite n'est pas seulement d'ordre qualitatif, mais également d'ordre quantitatif : c'est ainsi que la richesse en éléments minéraux (facteur abiotique) de la vase dans un lac peut déterminer l'abondance d'une limnée et par là même conditionner la population minimale de cette limnée, nécessaire au déroulement du

(1) Nous entendons par espèce (ou stade) eurytope ou sténotope, un organisme manifestant une tolérance soit importante, soit faible à l'égard des variations de milieu; une espèce eurytope sera donc susceptible de coloniser un certain nombre de biotopes mésologiquement distincts (plusieurs hôtes ou plusieurs organes s'il s'agit d'un parasite); à l'inverse, une espèce sténotope sera confinée à un nombre très réduit de biotopes (un seul hôte ou un groupe d'hôtes très voisins s'il s'agit d'un parasite).

Source : MNHN, Paris

cycle. L'influence d'un prédateur étranger au cycle (facteur biotique) est encore plus évidente puisqu'il peut détruire une fraction des hôtes parasités.

Enfin le parasite lui-même et son rôle pathogène interviennent comme facteur extrinsèque, avons-nous rappelé, dans l'écologie de chacun des hôtes.

Écologie de la transmission.

Par écologie de la transmission, nous entendons, non seulement l'étude — classique — des processus utilisés par le parasite pour passer d'un milieu dans un autre, mais aussi celle des rapports existant ou se créant entre les divers milieux au moment de la transmission. Nous étudierons en premier lieu ce problème des rapports des milieux entre eux.

Rapports des milieux entre eux :

Chez les Trématodes Digènes, le cycle peut se dérouler, soit entièrement dans le milieu aquatique (cas fréquent lorsque l'hôte définitif est un Poisson), soit entièrement dans le milieu terrestre (cas de *Dicrocoelium dentriticum*, de *Dollfusinus frontalis*...), soit alternativement dans le milieu aquatique et le milieu terrestre (cas le plus fréquent chez les parasites de Tétrapodes). Sur le plan écologique, cette constatation nous paraît primordiale car, dans le dernier cas, le cycle comporte un processus singulier, celui du passage d'un écosystème aquatique dans un écosystème terrestre et vice versa. Il est donc fondamental de distinguer deux grands types de cycles, ceux qui se déroulent en totalité dans un même écosystème et ceux qui se déroulent dans deux ou plusieurs écosystèmes.

a. *Cas où le cycle se déroule en totalité dans un même écosystème :*

Dans le cas — le plus général — où il s'agit d'un écosystème aquatique, le milieu où doit parvenir un stade déterminé du parasite se trouve immédiatement à sa portée, ainsi que l'a souligné Baer (1964). Cela n'est vrai toutefois que si, à l'intérieur de l'écosystème, stade libre du parasite et hôte ont (au moins à un certain moment) les mêmes exigences écologiques et par suite occupent le même biotope.

Ainsi dans le cycle d'*Opisthioglyphe ranae*, Styczynska-Jurewicz (1962) a montré que les cercaires évoluent dans une strate bien déterminée des mares, celle précisément où se trouvent habituellement les têtards; l'auteur a démontré que cette cohabitation n'est pas le résultat d'un tropisme dépendant de la présence des hôtes, mais d'une géotaxie négative des cercaires.

On doit ajouter que, malgré leur contiguité, les milieux sont isolés dans beaucoup de cas par une ou plusieurs barrières (épithélium, cuticule...).

Parfois cette barrière contrarie, du moins dans les conditions naturelles, le changement de milieu : Rioux et Quezel (1948) ont montré qu'en amincissant la cuticule de certains insectes aquatiques, on pouvait y voir pénétrer des cercaires (*Opisthioglyphe ranae*) qui, normalement, ne s'y trouvaient jamais.

Si, dans le cas précédent, stades libres et hôtes sont tous adaptés au milieu aquatique, par contre lorsque le cycle se déroule dans des biotopes terrestres, on doit tenir compte du fait que, d'une manière générale, les Trématodes ne sont pas adaptés à la vie libre aérienne. Il en résulte que la colonisation de l'écosystème terrestre n'est possible qu'à la faveur du parasitisme : au plus existe-t-il dans ce cas, des stades libres évoluant dans la rosée ou dans des gouttes de mucus.

b. *Cas où le cycle se déroule dans deux ou plusieurs écosystèmes :*

Si le cycle se déroule en partie dans le milieu aquatique, en partie dans le milieu terrestre, on se trouve ramené, suivant le moment du cycle, à l'un des cas précédents. Mais le fait le plus important est alors le passage de l'écosystème aquatique où se déroule ordinairement le début du cycle, à l'écosystème terrestre, où il se poursuit. Certains Insectes et certains Vertébrés jouent un rôle capital dans ce passage. Les cas de ce genre sont infiniment nombreux.

Par exemple, chez les *Haematoloechidae*, la cercaire peut passer du « milieu-eau » dans le « milieu-larve d'Odonate » parce que ces deux milieux font partie du même écosystème; par la suite et pour une raison identique, la métacercaire peut passer du « milieu-imago d'Odonate » dans le « milieu-Amphibien adulte ». Mais c'est à la faveur du passage de l'insecte du milieu aquatique dans le milieu aérien que le parasite, issu d'un hôte aquatique (le Mollusque) aboutit à un hôte terrestre (l'Amphibien). On peut dire que par sa métamorphose, l'insecte « transporte » le parasite d'un écosystème dans un autre.

Source : MNHN, Paris

On remarque que les Amphibiens, par leur écologie successivement aquatique et terrestre comme celle de certains Insectes, peuvent jouer le même rôle dans les cycles de leurs propres parasites. Les deux processus peuvent alors coexister sans pour autant avoir nécessairement la même efficacité sur le plan de la transmission.

Nous avons montré que les cercaires d'*Opisthioglyphe rastellus* sont attirées de préférence par les larves de *Sialis* (hôte préférentiel) mais peuvent également s'enkyster chez les têtards. Les facteurs du milieu peuvent éventuellement rétablir, voire inverser l'équilibre des deux processus, sélectionnant en définitive l'hôte habituel.

Si la biologie de l'hôte intermédiaire est incompatible avec un changement d'écosystème, le parasite a des chances très réduites de parvenir à son hôte définitif terrestre.

Dans l'exemple précédent, c'est le cas lorsque la cercaire d'*O. rastellus* s'enkyste chez un Crustacé (Gammare).

Quant au passage du milieu terrestre au milieu aquatique, il est évidemment lié aux contacts qui existent entre l'hôte définitif et l'eau (facteurs éthologiques et mésologiques). Ces contacts permettent aux œufs du parasite évacués (phénomène passif, nous le verrons au paragraphe suivant), d'avoir des chances plus ou moins grandes d'aboutir dans un milieu aquatique convenable.

Dans certains cas, les biotopes d'un même écosystème (ou bien les écosystèmes eux-mêmes) nécessaires au cycle peuvent présenter entre eux une solution de continuité relativement importante. Rebecq (1964) a défini comme épidémiotopes partiels chacun des biotopes où peut se réaliser une partie du cycle, par opposition à un épidémiotope complet qui offre, juxtaposés, tous les milieux nécessaires.

En outre, l'intervention d'hôtes effectuant des déplacements notables, soit de façon habituelle, soit de façon accidentelle, est le moteur essentiel de la dispersion du parasite et permet d'expliquer les variations observées dans les aires de répartition. Si ce mode de dispersion est en principe actif, il peut être passif ou mixte (insectes mauvais voiliers transportés à longue distance par le vent, par exemple).

Si on envisage sur le plan de l'évolution le problème des rapports des milieux, rien n'interdit de supposer que le cycle tel que nous l'observons est issu de l'adaptation d'un organisme à une succession de milieux qui, initialement, se trouvaient fortuitement à la fois *contigus* et *convenables*.

Passage du parasite d'un milieu a un autre :

Le cycle biologique d'un parasite n'est toutefois pas fondé sur une rencontre purement fortuite de milieux successifs; il existe, au moment du passage d'un milieu à un autre, des processus dynamiques qui mettent en jeu le comportement du parasite ou celui des hôtes.

On doit distinguer le cas où le parasite passe dans un milieu-hôte (infestation) et le cas où le parasite passe dans le milieu extérieur.

a. *Passage dans un milieu-hôte :*

Chez les Trématodes Digènes à cycle classique, on peut dire d'une manière générale que :

— l'infestation du premier hôte est très souvent liée au comportement du parasite (chimiotaxie), plus rarement à celui de l'hôte (prédation des œufs dans certains cycles terrestres);

— l'infestation du deuxième hôte est liée, soit au comportement du parasite (tropisme), soit à celui de l'hôte (prédation de la cercaire);

— l'infestation de l'hôte définitif est généralement liée au comportement de l'hôte (prédation du deuxième hôte), plus rarement à celui du parasite (cas des cycles « abrégés » où la cercaire pénètre directement chez l'hôte définitif; celui-ci est alors en position de deuxième hôte et l'on est ramené au cas précédent).

Quant aux migrations à l'intérieur d'un hôte, elles sont ordinairement le résultat de tropismes de la part du parasite, mais ces tropismes peuvent être complétés par un processus mécanique dépendant de la physiologie de l'hôte (flux sanguin par exemple).

Dans certains cas, le comportement du parasite et de l'hôte interviennent tous deux dans le processus d'infestation; c'est le cas par exemple lorsque les mouvements de la cercaire attirent une larve d'Insecte prédatrice.

Source : MNHN, Paris

Ainsi chez les Gordoderidae, les cercaires, pourvues d'une queue de grande taille, effectuent des mouvements rythmiques qui déclenchent un réflexe de prédation chez certaines larves d'Insectes.

b. *Passage dans le milieu extérieur :*

Toujours chez les Trématodes à cycle classique, on peut avancer que :

— l'évacuation des œufs est un phénomène passif pour le parasite;

— la sortie des cercaires est, en principe, un phénomène actif lié à un tropisme; dans certains cycles terrestres, cette sortie est peut-être partiellement passive (élimination des cercaires avec le contenu digestif, voir Timon-David, 1965).

2. IMPORTANCE DES FACTEURS ÉCOLOGIQUES

Nous venons de rechercher les facteurs qui, selon nous, interviennent dans l'écologie d'un cycle d'Helminthe. Cependant, d'accord avec J. A. Rioux (1958), nous pensons que « l'écologiste n'a pas le droit d'analyser sans distinction tous les caractères d'un biotope. Il doit trier et hiérarchiser les facteurs écologiques primordiaux, c'est-à-dire ceux qui influencent directement et activement les organismes étudiés ».

Dans l'étude de l'écologie d'un cycle, ce tri devra être fait aux deux niveaux que nous avons envisagés : écologie des organismes, écologie de la transmission.

Mais le biogéographe y ajoutera un tri supplémentaire, consistant à rechercher, parmi tous les facteurs, ceux qui ont une influence prépondérante sur la répartition du parasite : tel facteur, dont l'influence sera prépondérante ici, peut n'être ailleurs qu'un facteur d'influence secondaire.

Nous essaierons d'apprécier successivement l'importance habituelle des facteurs d'ordre mésologique et des facteurs d'ordre éthologique.

Importance des facteurs mésologiques.

Sachant que le cycle a besoin d'une chaîne de milieux, il faut se demander quels sont les maillons qui ont le plus de chances de se modifier dans un sens favorable ou défavorable. Nous ferons la distinction habituelle entre le cas des stades libres et le cas des stades parasites.

Influence des facteurs mésologiques sur les stades libres :

Il importe dans beaucoup de cycles que *l'œuf* parvienne dans le milieu aquatique. Pour une part, cette éventualité dépend évidemment de la surface relative offerte par le milieu aquatique à l'intérieur du biotope de l'hôte définitif. C'est l'un des cas où le phénomène de transmission est lié, statistiquement, à un facteur mésologique.

L'œuf, une fois évacué, peut éclore aussitôt dans le milieu aquatique (c'est le cas chez les *Gordoderidae* où la coque s'ouvre par suite de la différence de pression osmotique entre l'urine de l'hôte et l'eau douce) ou bien se développer pendant un certain temps dans l'eau. Dans ce dernier cas, d'une part il subit l'influence de la température quant à sa durée de développement, d'autre part, il subit vraisemblablement l'influence de caractéristiques physico-chimiques de l'eau conditionnant son éclosion, comme cela a été démontré chez d'autres organismes.

Les milieux aquatiques nécessaires à la vie du *miracidium* et de la *cercaire* paraissent a priori assez peu sélectifs : en effet, ces stades libres, à durée très courte, sont étroitement liés au stade parasite qui les précède, dont l'hôte est lui-même déjà inféodé à un milieu aquatique convenable; d'autre part, il s'agit là de stades de transition, à activité anabolique probablement nulle. Cependant, on ne saurait nier que les caractéristiques du milieu aquatique (pH, oxygène dissous, température, salinité) jouent un rôle dans l'équilibre des populations de parasites en intervenant directement sur les stades libres, ni que ceux-ci soient la proie d'autres organismes (nous en verrons un exemple chez *Haematoloechus pyrenaicus*).

Nous ne pensons pas que l'environnement comporte de facteur primordial influençant les stades libres dans beaucoup de cycles, et notamment dans ceux que nous avons étudiés, mais dans certains milieux (milieu marin par exemple), on sait que les variations des caracté-

Source : MNHN, Paris

ristiques physico-chimiques affectent de manière indiscutable la vitalité des stades libres de certains parasites.

Il faut enfin se souvenir que si, chez les Trématodes, tout stade libre mobile présente habituellement un comportement conditionné d'emblée en vue d'une infestation, ce n'est pas le cas chez tous les organismes parasites : beaucoup de Nématodes présentent des stades dont aucun comportement ne relève du parasitisme. Ces stades libres à durée importante, sont évidemment sensibles à l'influence des divers facteurs du milieu extérieur.

Influence des facteurs mésologiques sur les stades parasites :

En ce qui concerne les stades parasites, les facteurs mésologiques interviennent sur le parasite lui-même et sur les hôtes.

Pour le parasite, les variations du biotope constitué par la niche écologique sont probablement négligeables dans beaucoup de cas. Mais parfois, la physiologie de l'hôte ou son comportement retentissent sur le micro-milieu qui est offert au parasite : on connaît chez les Digènes (Schistosomes) l'influence des hormones de l'hôte sur le parasite; on sait aussi que, pour les parasites intestinaux, il peut se produire des modifications physico-chimiques nuisibles, pouvant entraîner — périodiquement ou accidentellement — leur élimination.

Plus importants pour l'écologie du cycle sont les facteurs mésologiques qui influencent le cycle au niveau des stades parasites, en agissant sur les hôtes eux-mêmes.

En effet, l'environnement intervient pour fournir le milieu-hôte convenable, milieu-hôte pour lequel le cycle manifeste des exigences qualitatives et quantitatives.

Sur le plan *qualitatif*, tous les stades parasites présentent, avons-nous admis, une certaine spécificité systématique qui traduit en principe leurs possibilités adaptatives : c'est donc au niveau des stades parasites, et d'autant plus que la spécificité est étroite, que l'existence d'un milieu défini (en l'occurrence l'hôte possible) est la plus fortement sélective. Nous précisons « d'autant plus que la spécificité est étroite », car moins nombreux seront les hôtes possibles pour un stade donné, et plus le cycle sera déterminé par leur présence ou leur absence. Si l'espèce d'hôte possible est unique, comme c'est le cas pour le premier hôte intermédiaire de certains Digènes, sa présence est rigoureusement nécessaire. Dès lors, c'est l'écologie de cet hôte qui, expliquant sa répartition, rend compte en partie de la chorologie du parasite : l'aire géographique de ce dernier ne peut en effet dépasser celle de l'hôte.

D'autre part, l'environnement, agissant sur l'hôte, peut retentir sur le parasite abrité par celui-ci (facteur défavorable à l'alimentation de l'hôte et responsable de la modification du micro-milieu intestinal).

Sur le plan *quantitatif*, l'abondance de chacun des hôtes est un des facteurs qui tiennent sous leur dépendance la fréquence du parasite ainsi que sa densité à l'intérieur de l'hôte. Il peut exister un seuil d'abondance minimale, au-dessous duquel le cycle est déséquilibré jusqu'à la disparition du parasite. Ces rapports peuvent aussi être de sens inverse : une forte reproductivité de l'un des hôtes peut être à la base de la pullulation d'un stade parasitaire, dont la conséquence sera, au stade ultérieur, la plus grande mortalité de l'hôte correspondant; comme dans le cas précédent, mais à cause d'un phénomène initial opposé, on observera un déséquilibre du cycle. D'un point de vue très général, on doit donc toujours tenir compte des effets pathogènes du parasite sur ses hôtes pour la compréhension de l'écologie du cycle.

Par ailleurs, comme les stades libres, les stades parasites possèdent leurs prédateurs, « par organisme interposé » pourrait-on dire. Ainsi, une partie importante des métacercaires d'un Digène d'Amphibien localisées chez un Insecte, va être « détournée » par les autres prédateurs de ce même Insecte (Arthropodes divers, Poissons, Mammifères Insectivores) non impliqués dans le cycle. Il n'est certes pas facile d'évaluer la part de ce « gaspillage », mais elle est un élément incontestable de l'écologie du cycle, probablement plus important que la prédation au niveau des stades libres. Il devra en être tenu compte dans toute étude dynamique de population.

Importance des facteurs éthologiques.

On peut poser *a priori* que :

— le comportement du parasite est nécessairement favorable au cycle dans son ensemble même si certains de ses stades peuvent s'égarer dans des impasses. Il est possible, d'ailleurs, que les chimiotaxies manifestées par le parasite n'exploitent pas la totalité des hôtes

Source : MNHN, Paris

convenables, car on ne peut tenir pour certain que des animaux pour lesquels ne se manifeste pas de chimiotaxie ne seraient pas, cependant, des hôtes convenables;

— le comportement des hôtes possibles peut être favorable, neutre ou défavorable pour leur infestation. C'est le plus souvent ce comportement des hôtes « possibles » qui sélectionne parmi eux les hôtes « effectifs » et se trouve à l'origine de la spécificité éthologique. C'est pour cette raison que, aux yeux du parasitologiste, les hôtes définitifs sont à rechercher et à grouper, du moins chez certaines classes d'Helminthes, d'après leur comportement et non d'après leur systématique. REBECQ (1964) souligne « ... les faits montrent que la diversité des hôtes possibles, sensibles, voire énorme, au niveau de la systématique, est insignifiante au niveau de l'écologie : l'exemple des *Heterophyidae*, adultes chez des Oiseaux aquatiques ou des Mammifères mangeurs de Poissons est très significatif à ce point de vue ». Il est clair cependant que le comportement des hôtes ne joue plus ce rôle de sélection lorsque la spécificité systématique est trop étroite. Chez des Cestodes d'Oiseaux, et même de Mammifères et de Poissons (voir BAER, 1957 et 1964) par exemple, chaque espèce de parasite est inféodée à une espèce d'hôte, par suite de l'existence de barrières biochimiques; on ne peut alors parler de spécificité éthologique. Ajoutons que la spécificité peut être très étroite à l'échelle de l'espèce, tout en étant très large à l'échelle du groupe taxonomique; les Monogènes nous en fourniront plus loin un exemple remarquable : chaque espèce de *Polystomatidae* présente une spécificité systématique étroite, ayant pour origine une barrière biochimique, tandis que la famille elle-même manifeste une spécificité éthologique, liée au mode de vie des hôtes.

Le comportement de l'hôte au moment de l'infestation est donc d'une importance variable mais parfois capitale pour l'écologie des cycles.

Outre ce rôle dans l'infestation, le comportement des hôtes peut être favorable ou défavorable à la dissémination du parasite (aboutissement des œufs dans un milieu convenable, dispersion des métacercaires, etc.); ce comportement peut être fondamental en matière d'étude chorologique.

Enfin, des modifications du micro-milieu intestinal, néfastes pour le parasite, peuvent avoir leur origine dans un changement du comportement de l'hôte.

Si on cherche à présent à hiérarchiser les organismes du cycle d'après leurs possibilités de réaction aux fluctuations des facteurs du milieu, il apparaît ici que ces possibilités sont les plus grandes chez l'hôte définitif, c'est-à-dire l'animal taxonomiquement le plus élevé. On peut citer l'exemple de l'homme, victime ou non de maladies parasitaires suivant ses coutumes, ses goûts, ses déplacements, ses mesures de prophylaxie, qui sont autant de manifestations de son comportement.

Nous croyons donc que c'est à ce comportement de l'hôte définitif qu'il faut apporter la plus grande attention dans l'étude de l'écologie des cycles chez de nombreux groupes; nous en apporterons une illustration à propos des cycles de Digènes chez *Rana temporaria*.

Il résulte de ce qui précède que le comportement du parasite, peu susceptible de variation, peut s'étudier en laboratoire, à condition, cependant, de se rapprocher autant que possible des conditions naturelles (en particulier dans la densité comparée des parasites et des hôtes que l'on met en présence).

Par contre, le comportement des divers hôtes et tout spécialement de l'hôte définitif (nourriture, déplacements, reproduction...) ne peut s'étudier que sur le terrain. Il doit l'être en fonction de l'âge et du sexe de l'hôte; il doit l'être aussi à travers ses réponses aux variations du milieu, qu'elles soient cycliques (saison...) ou accidentelles (sécheresse...).

Le comportement est donc un facteur essentiel, et c'est en étudiant l'influence des facteurs éthologiques que l'on constate à quel point la réalisation expérimentale d'un cycle laisse dans l'ombre de nombreuses modalités de son déroulement dans la nature. Dans un cycle expérimental, la main de l'expérimentateur se substitue au comportement des hôtes quand elle ne va pas jusqu'à modifier le comportement du parasite lui-même.

En conclusion, il nous semble que la présence du parasite, c'est-à-dire la réussite de son cycle en un lieu donné est particulièrement influencée par :

— l'abondance des hôtes et notamment de ceux pour lesquels il manifeste la spécificité systématique la plus stricte;

— les facteurs biotiques et abiotiques qui entraînent une réduction de la population

Source : MNHN, Paris

parasitaire, principalement au niveau des stades parasites, accessoirement au niveau des stades libres;

— le comportement des hôtes et tout spécialement celui de l'hôte définitif.

Parmi ces trois groupes de facteurs, une hiérarchisation plus poussée ne peut être tentée qu'à propos de tel ou tel cycle déterminé.

3. FLUCTUATION DE LA POPULATION PARASITAIRE

Comme le cycle de tout être vivant, le cycle d'un Helminthe présente une succession de processus favorables ou défavorables, les premiers étant des facteurs d'accroissement de la population, les seconds des facteurs de réduction.

La différence qu'il présente avec le cycle biologique d'un organisme libre réside dans la complexité des facteurs qui interviennent. En fait, chacun des stades successifs du parasite, possédant son écologie propre, est confronté avec des facteurs favorables et avec des facteurs défavorables spécifiques.

Parmi les facteurs intrinsèques, dépendant du parasite lui-même, le facteur favorable essentiel est la très forte reproductivité, le facteur défavorable essentiel est la multiplication des changements de milieu associée à une faible potentialité adaptative de certains stades parasites.

Parmi les facteurs extrinsèques, nous avons vu que les facteurs essentiels, favorables ou défavorables, sont liés à la mésologie et à l'éthologie des hôtes.

L'équilibre de la population parasitaire subit ainsi des variations saisonnières et des variations accidentelles.

Les variations saisonnières pour chaque stade sont en relation avec le caractère saisonnier des phénomènes biologiques (reproduction, métamorphose, migration).

Les variations accidentelles (fluctuation importante d'une année à l'autre), souvent signalées et délicates à expliquer, doivent leur fréquence au nombre et à la diversité des facteurs écologiques extrinsèques.

Il nous semble donc que le maintien à un niveau régulier pendant plusieurs années d'une population parasitaire peut être l'indice de conditions mésologiques stables, de même que la fluctuation de cette population peut être l'indice de la modification d'un ou de plusieurs facteurs écologiques. A ce titre, il est probable que les cycles d'Helminthes représentent des intégrateurs sensibles et précis — sinon pratiques — du milieu au sens le plus large.

*
* *

L'ensemble des considérations que nous venons d'exposer montre à quel point la tâche de l'écologiste est délicate lorsqu'il envisage l'étude écologique d'un cycle ou, plus encore, de l'ensemble des cycles passant par des hôtes déterminés.

Cela amène Rebecq (1964) à parler au conditionnel lorsqu'il dit : « Il ne faut pas se dissimuler les difficultés qu'on rencontrerait à vouloir définir toutes les conditions nécessaires à la réalisation des cycles biologiques, tant internes qu'externes ».

Nous pensons que cela est possible à condition d'accepter au départ un certain choix, fondé sur la hiérarchie des facteurs que nous avons dégagée. Cela entraîne un risque d'erreur par omission, mais lorsque l'étude de ces facteurs satisfait l'épidémiologiste et le biogéographe, on peut penser que le choix effectué n'a pas laissé dans l'ombre de facteur fondamental.

C'est pourquoi, connaissant expérimentalement les cycles biologiques des cinq Digènes qu'abrite *R. temporaria* dans notre région, nous avons recherché comment ces cycles se déroulent effectivement dans la nature et quels en sont, autant que possible, les facteurs écologiques essentiels.

Nous avons fait porter nos recherches dans trois directions principales :

1° Nous avons recherché pourquoi certaines espèces présentent une abondance très variable suivant les stations. Telle espèce, abondante ici, est rare ou absente là, ces caractéristiques étant semblables d'année en année. Pour cela, nous avons tenté d'établir des corrélations entre la présence du parasite et les facteurs du milieu, en nous fondant sur la hiérarchie que nous avons exposée (influence prépondérante au niveau des stades parasites);

Source : MNHN, Paris

2° Lorsque le cycle d'un Digène présente plusieurs possibilités, on peut dire qu'il existe plusieurs cycles pour ce parasite. Par exemple, nous avons démontré qu'il existe deux cycles pour *O. rastellus* :

R. limosa glacialis — *Sialis* — Amphibien adulte
R. limosa glacialis — têtard — Amphibien adulte.

L'écologie des Sialis et des têtards n'étant pas identique, il est particulièrement intéressant de rechercher les facteurs qui favorisent l'un ou l'autre cycle, c'est-à-dire d'analyser le pouvoir sélectif du milieu sur les possibilités expérimentalement reconnues. Il va de soi que les phénomènes liés au comportement des organismes dans la nature peuvent occuper une place de choix dans cette sélection.

Sur le vu de nos cycles expérimentaux, ce problème se pose principalement pour *O. rastellus, G. euzeti* et *G. vitelliloba*;

3° En comparant les statistiques obtenues dans l'ensemble de nos stations (soit 59), nous nous sommes penchés sur la biogéographie de nos parasites, ce qui nous permet, pour certains d'entre eux, d'observer des corrélations entre leur répartition et les grandes caractéristiques bioclimatiques de la région.

Nous exposons les résultats de ces recherches séparément pour chacun de nos Digènes, à l'exception des deux *Gorgoderidae* qui méritent d'être étudiés côte à côte. Nous terminons en exposant les observations d'ensemble faites dans l'une de nos stations au cours du cycle saisonnier et qui mettent en évidence le rôle particulier que joue le comportement de l'hôte définitif.

Nous avons schématisé chaque cycle (figures 13 à 17) en représentant les passages du parasite dans la succession des milieux (hôtes successifs, milieu extérieur). Ces schémas permettent de se rendre compte immédiatement à la fois de la complexité du cycle et des mécanismes de transmission. Chaque fois que le changement de milieu a pour origine le comportement du parasite, nous l'avons indiqué par la lettre P. Chaque fois que ce changement est le fait de l'hôte, nous l'avons mentionné par la lettre H. Si le comportement du parasite et celui de l'hôte sont tous deux nécessaires, nous avons superposé les lettres P et H. Ces schémas n'ont pas d'échelles spatiale ni temporelle. Les hôtes indiqués s'inspirent de l'ensemble de nos recherches.

B. *OPISTHIOGLYPHE RASTELLUS*

1. HÔTES EFFECTIFS

Nos recherches sur le terrain nous ont permis de rencontrer le parasite chez les hôtes suivants (les hôtes infestés à titre exceptionnel sont entre parenthèses).

1er hôte :

Radix limosa, var. *glacialis*.

2e hôte :

Sialis lutaria.
(*Limnophilus sp.*).
Têtards de *R. temporaria* et *B. bufo*.

Hôte définitif :

R. temporaria; *B. bufo*.

Le cycle est schématisé figure 13.

2. SPÉCIFICITÉ VIS-A-VIS DU PREMIER HÔTE

Parmi les Mollusques présents dans notre région, *O. rastellus* admet une seule espèce comme premier hôte intermédiaire : *Radix limosa* (L.) var. *glacialis* Dupuy (1). Cette Limnée possède une aire de dispersion particulièrement discontinue et nous avons constaté que la répartition du parasite recouvre de manière parfaite celle du Mollusque : on se trouve en présence d'un exemple où l'écologie d'un hôte peut expliquer la chorologie du parasite. Tout se

(1) *R. limosa* = *R. peregeri* = *R. ovata*.

Source : MNHN, Paris

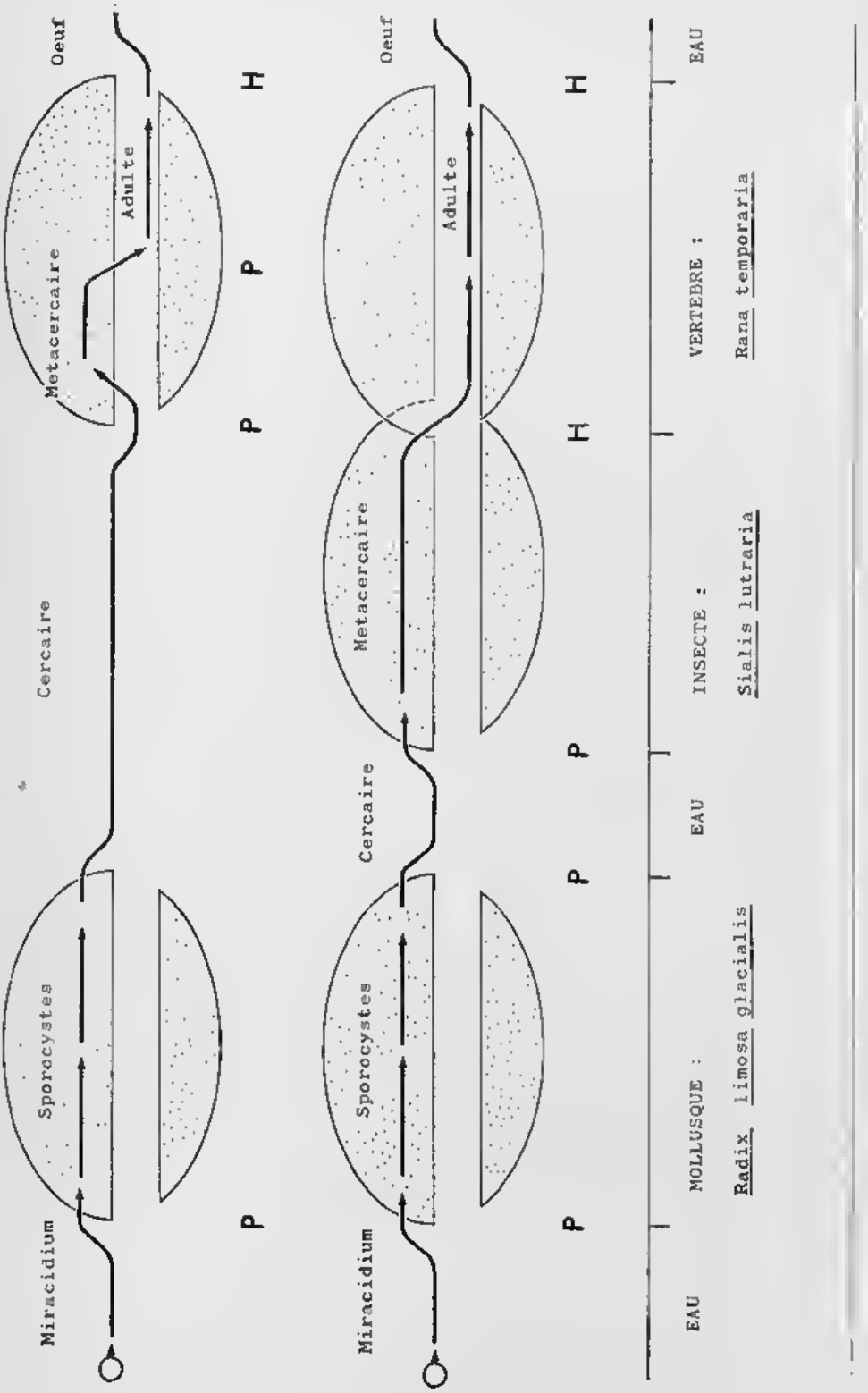


FIGURE 13

Schéma du cycle biologique de *Opisthioglyphe rastellus* :

Succession des milieux et rôle du comportement des organismes dans les changements de milieu (voir p. 72). Les deux possibilités du cycle (à 2 ou à 3 hôtes) ont été représentées.

Source : MNHN, Paris

passe comme si la présence de *L. limosa glacialis* était une condition à la fois nécessaire et suffisante au déroulement du cycle dans le cadre géographique de nos recherches.

A notre connaissance *R. limosa* var. *glacialis* n'a fait l'objet d'aucune étude écologique détaillée. Cependant, on sait depuis longtemps qu'elle habite des étangs bien déterminés, à l'exclusion d'autres, voisins et apparemment très semblables. Cela ressort des listes de stations dressées par Astre (1922, 1925) et des indications fournies par Dussart (1952); ce dernier auteur cite le cas de deux lacs voisins des Hautes-Pyrénées : lac Blanc d'Escoubous et lac de Tracens; le premier est riche en Limnées, tandis que le second ne paraît pas en abriter; mieux encore, le lac de Tracens est alimenté partiellement par l'émissaire d'un laquet voisin, peuplé de Limnées.

Nous avons fait les observations suivantes :

R. limosa glacialis vit dans des étangs de dimensions variables ou dans des élargissements de cours d'eau, toujours dans des eaux calmes, claires et froides. Nous sommes d'accord avec les limites altitudinales assignées à l'espèce par Astre (1922), soit 1.400 à 2.600 mètres, notre station la plus basse est à 1.950 mètres (station 24), la plus haute à 2.350 mètres (station 38). L'espèce n'est jamais présente dans les vallées purement torrentueuses; en une seule station (11), nous l'avons trouvée dans une eau à courant assez sensible, devant le Chalet-laboratoire de l'Université de Paris aux Bouillouses.

Cette Limnée n'existe que dans des eaux riches en végétation ; nous avons noté que *Ranunculus aquatilis* L. existe dans les 12 biotopes à Limnées que nous avons recensés, alors qu'elle est rare ou absente dans les 47 autres; il n'est pas impossible qu'il faille y voir plus qu'une coïncidence, bien que le Mollusque ne se trouve pas sur les Renoncules elles-mêmes. Par exemple, si on compare la station 37 avec la station 31, géographiquement proches et d'altitudes voisines, on constate que la première, riche en végétation (*Isoetes*, *Carex*, *Sparganium*, *Ranunculus*...), abrite une importante population de Limnées, tandis que la seconde, pauvre en végétation, en est dépourvue. Ces deux stations sont représentées sur la planche 6. Les caractéristiques des stations citées par Dussart paraissent en accord avec nos observations.

Bien que les bords vaseux paraissent convenir souvent à ce Mollusque, ils ne sont pas indispensables, car ils n'existent pas dans certains étangs de la station 12 et dans la station 45, toutes deux riches en Limnées. Parfois *R. limosa glacialis* se tient nettement dans la zone du déversoir (stations 40 et 45), dans d'autres cas, en n'importe quel point de l'étang (stations 37 et 38 par exemple).

La qualité de l'eau paraît intervenir fort peu, ainsi qu'en témoignent les analyses que nous avons effectuées pour cinq étangs à Limnées (11, 14, 24, 37, 54) et pour cinq étangs dépourvus de Limnées (28, 30, 31, 34, 39).

N°	Date	pH	Réserve carbonates meq/l	Réserve bicarbonates meq/l	Na meq/l	K meq/l	Ca meq/l
11	26-VIII-1965.....	7,1	–	0,58	0,03	0,03	0,58
14	9-IX-1965.....	7,1	–	0,15	tr.	tr.	0,06
24	24-VIII-1965.....	7,0	–	0,20	0,08	tr.	0,20
37	14-VIII-1965.....	7,5	–	0,37	0,03	tr.	0,16
54	2-VIII-1965.....	6,8	–	0,58	0,02	tr.	0,20
28	27-VIII-1965.....	6,3	–	0,36	tr.	tr.	0,04
30	9-VIII-1965.....	7,2	–	0,50	0,03	tr.	0,10
31	25-VIII-1965.....	6,7	tr.	0,40	tr.	tr.	0,16
34	21-VIII-1965.....	5,8	–	0,24	tr.	tr.	0,10
39	16-IX-1965.....	7,6	0,06	0,35	tr.	tr.	0,16

Tableau 5

Source : MNHN, Paris

Le tableau 5 indique quelques caractéristiques physico-chimiques de l'eau recueillie dans ces stations, avec la date du prélèvement. Le pH a été mesuré sur place à l'aide d'un pH-mètre de terrain.

On voit que ni la réserve alcaline, ni la teneur en calcium, très faibles dans toutes les eaux de nos régions, ne paraissent les responsables de la présence des Limnées.

Il est probable cependant que *R. Limosa glacialis* ne supporte pas de pH trop bas, car *nous ne l'avons jamais rencontré dans l'eau des pozzines,* à pH compris entre 5,9 et 4.

3. CHOIX DU DEUXIÈME HÔTE

Nous savons d'après nos recherches sur le cycle biologique, que la cercaire d'*O. rastellus* manifeste un tropisme net vis-à-vis des larves de *Sialis,* mais peut s'enkyster également chez les têtards d'Amphibiens et accessoirement chez d'autres animaux aquatiques.

Nous avons tenté d'infester des *R. temporaria* indemnes (vérification sur lots-témoins) avec des organismes susceptibles d'abriter des métacercaires d'*O. rastellus,* capturés dans les biotopes à *R. limosa glacialis.*

Les résultats ont été négatifs avec le Mollusque *R. Limosa glacialis* lui-même, diverses larves d'Odonates, d'Éphémères, de Coléoptères. Ils ont été positifs avec *Sialis lutaria* (Mégaloptère), les têtards de *R. temporaria* et *B. bufo* et, à titre exceptionnel, des larves de *Limnophilus* (Trichoptère).

Le changement d'écosystème du parasite est donc ici le fait, soit d'un Insecte, soit de l'Amphibien lui-même.

Nous avons comparé le taux d'infestation des têtards ou des très jeunes grenouilles dans plusieurs stations. Cette comparaison fait ressortir des différences très importantes pour des stations où le taux de parasitisme des grenouilles adultes est comparable.

C'est le cas, par exemple, pour les stations **11** et **12.**

Les jeunes grenouilles venant juste de se métamorphoser de la station **11** ont été capturées le 20-VIII-1966, au voisinage du Chalet-laboratoire de l'Université de Paris, aux Bouillouses. Les jeunes grenouilles de la station **12** ont été capturées le même jour entre l'étang du Vivé et l'étang de la Commasse. Les stations **11** et **12** sont toutes deux des stations à *O. rastellus.*

Les résultats (résumés dans le tableau 6) sont les suivants :

Station **11** : sur 42 individus, 34, soit 81 %, sont parasités par des *Opisthioglyphe* vivant dans le tube digestif; au total, nous recueillons 236 parasites, ce qui représente une densité moyenne de près de 7 *Opisthioglyphe* par petite grenouille.

Station **12** : sur 50 individus, aucun ne renferme d'*Opisthioglyphe.*

Sachant que les fréquences d'*O. rastellus* chez les grenouilles adultes sont respectivement de 57 % et 70 % pour ces stations **11** et **12,** cette observation est étonnante.

Stations	Fréquence de *O. rastellus* dans le tube digestif	
	R. temporaria venant de se métamorphoser	*R. temporaria* adultes (plus de 3 ans)
11	81 %	57 %
12	0	70 %

TABLEAU 6

Nous avons remarqué que :

— dans certaines stations (**11, 37** par exemple) les grenouilles pondent dans le biotope même où se trouvent les Limnées (ou bien dans un biotope en communication directe avec lui). Dans ce cas, les têtards avalent des cercaires; celles-ci se dékystent rapidement dans la lumière du tube digestif, de sorte que les jeunes grenouilles sont déjà fortement infestées.

Source : MNHN, Paris

— dans d'autres (**12**, **45** par exemple), les grenouilles pondent dans des flaques ou pozzines sans communication avec le biotope à Limnées. Dans ce cas, les jeunes grenouilles sont indemnes.

Ces observations et celles que nous avons faites sur la reproduction de *R. temporaria* permettent de penser que :

— si la station comporte des flaques et pozzines en dehors de l'étang à Limnées, les grenouilles y pondent de préférence. Dans ce cas, les têtards ne s'infestent pas : les Insectes sont seuls responsables du changement d'écosystème de *O. rastellus*;

— si la station ne comporte que l'étang à Limnées, les grenouilles y pondent et l'infestation par *O. rastellus* se fait au stade têtard. Le cycle passe par cette voie supplémentaire, importante puisque nous savons que les *Opisthioglyphe* s'accroissent normalement et deviennent ovigères avant même le moment de la métamorphose : le changement d'écosystème se fait ici par les deux voies possibles (Insectes et Amphibiens).

L'influence du milieu sur les modalités du cycle doit être ici mise sur le compte de l'*environnement* proprement dit. C'est la présence ou l'absence de flaques et pozzines à proximité des étangs à Limnées qui conditionne le stade de leur vie auquel les grenouilles sont infestées.

4. SITUATION DU PARASITE DANS SA NICHE ÉCOLOGIQUE

Dans un organe tel que l'intestin, il est bien connu que les conditions physico-chimiques ne sont pas identiques en tous points. Nous avons remarqué que les *Opisthioglyphe* se tiennent toujours en majorité dans la première moitié de l'intestin, avec maximum de densité dans le premier ou le deuxième centimètre, souvent au niveau où débouche le canal cholédoque.

En dénombrant les *O. rastellus*, centimètre par centimètre, nous avons pu constater que ce type de répartition est tout à fait constant.

Nous citons l'exemple d'une grenouille de la station **11** (les nombres sont ceux des *O. rastellus* rencontrés dans chaque centimètre depuis la région pylorique jusqu'à l'ampoule rectale comprise) :

44, 26, 25, 18, 13, 10, 12, 6, 7, 3, 0, 0, 0, 0, 2, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0.

5. BIOGÉOGRAPHIE

Différents types de stations.

Les douze stations où nous avons recensé *R. limosa glacialis* hébergent des populations de *R. temporaria* parasitées par *O. rastellus*.

Numéros	n *R. t.*	i *R. t.*	% *O. r.*	d *O. r.*
11	37	21	57	24,2
12	54	38	70	15,2
14	38	14	37	6,8
17	32	6	19	9,3
20	14	10	–	–
24	34	15	44	9,1
33	40	25	62	21,6
37	68	50	73	42,7
38	10	7	–	–
40	31	22	70	60,6
41	10	6	–	–
45	30	14	47	19,9
54	88	70	79	45,0

Source : MNHN, Paris

Le tableau 7 indique :

Numéros : numéros des stations;
n *R. t.* : nombre de grenouilles sur lequel est fondé la statistique;
i *R. t.* : nombre de *R. temporaria* infestées par *O. rastellus*;
% *O. r.* : fréquence de *O. rastellus* (% de *Rana* infestées);
d *O. r.* : densité moyenne de *O. rastellus* par grenouille parasitée.

Fréquence et densité ne sont calculées que pour les échantillons supérieurs à 30.

On voit que, fréquemment, plus de la moitié des grenouilles sont parasitées. La densité est également très forte : certaines grenouilles abritent jusqu'à 250 *O. rastellus*.

Dans une autre station (13) où n'existe pas *R. limosa glacialis*, nous obtenons une fréquence d'*O. rastellus* voisine des précédentes :

50,8 % de grenouilles parasitées (29 sur 57), densité moyenne des parasites = 9,3.

Cela s'explique facilement car cette station est située à 1 km de la station **11** et à 2,5 km de la station **12**; ces trois stations ne sont séparées par aucun relief et les communications y sont faciles pour les *Sialis* et même pour les grenouilles.

Dans toutes les autres stations, *O. rastellus* est absent ou exceptionnel. Les cas exceptionnels mettent en évidence le rôle probable du vent comme transporteur d'Insectes :

Station **9** : 1 *Opisthioglyphe* chez une *Rana* (sur 66); nous pensons que le vent est capable d'entraîner quelques *Sialis* depuis la région des Bouillouses jusqu'au canal de Dorres par la vallée très large de l'Angoustrine.

Station **19** : 1 *Opisthioglyphe* chez une *Rana* (sur 30); un Insecte a pu être facilement transporté le long de la vallée de la Grave.

Station **22** : 1 *Opisthioglyphe* chez une *Rana* (sur 20); l'Insecte a pu venir de la station **20**, dont la station **22** est séparée par une large zone plate.

Station **23** : 3 *Opisthioglyphe* chez une *Rana* (sur 62); même remarque que pour la station **22**.

Station **25** : 2 *Opisthioglyphe* chez une *Rana* (sur 33); station **26** : 20 et 2 *Opisthioglyphe* chez deux *Rana* (sur 60); station **27** : 1 *Opisthioglyphe* chez une *Rana* (sur 21); station **30** : 1 et 1 *Opisthioglyphe* chez deux *Rana* (sur 618); pour ces quatre stations les Insectes vecteurs proviennent vraisemblablement de la station **24**, par la grande vallée de Porté.

Station **32** : 44 *Opisthioglyphe* chez une *Rana* (sur 31); ici, l'Insecte à dû franchir le col de Fontargente (2.252 m), col relativement bas, fortement marqué dans la chaîne montagneuse.

On notera que nous faisons appel aux *Sialis* comme vecteurs probables de cet Helminthe; en effet, les Phryganes sont des hôtes très exceptionnels de *O. rastellus* et nous pensons que les grenouilles, par leurs déplacements saisonniers, ne changent de stations que dans des cas particuliers comme celui de la station **13**, déjà signalé. Il n'est pas impossible toutefois que des migrations exceptionnelles de l'Amphibien soient responsables de certaines des infestations que nous qualifions d'accidentelles.

Distribution géographique des stations.

La carte n° 2 indique l'emplacement des stations où se fait le cycle d'*O. rastellus* (épidémiotopes complets au sens de Rebecq) et, sous forme de flèches, l'origine hypothétique des infestations accidentelles.

On remarque que ces stations sont toutes dans les massifs montagneux : massif du Carlit au centre de la carte, massifs de Fontargente au nord-ouest, de Pessons-Campcardos au sud-ouest, de Carença au sud-est; nous rappelons que la station la plus basse (**24**) est à 1.950 m. C'est par infestation accidentelle seulement — donc en des lieux où, faute de Limnées, le cycle ne peut s'installer — qu'on peut trouver *O. rastellus* plus bas (1.700 m à la station **27**). *On ne rencontre jamais* O. rastellus *chez les grenouilles des vallées uniquement torrentueuses*, par suite de l'absence du premier hôte.

Si on circonscrit la zone où se trouvent les foyers à *O. rastellus*, on obtient une ligne assez voisine de l'isohypse 2000. Bien entendu, à l'intérieur de cette ligne, il existe des stations dépourvues du parasite, puisque celui-ci reproduit fidèlement l'aire très morcelée de *R. limosa glacialis*.

Source : MNHN, Paris

On peut ainsi définir deux zones d'après le parasitisme dû à *O. rastellus* :

— zone des hauts plateaux et vallées à moins de 2.000 m : populations de grenouilles indemnes ou accidentellement parasitées. Cela ne serait plus valable dans des vallées où existerait une forme typique de *R. limosa* ou tout autre Mollusque susceptible d'être un hôte intermédiaire convenable.

— zone des massifs montagneux à plus de 2.000 m : mosaïque de populations indemnes et de populations contaminées, suivant la présence de *R. limosa glacialis*, qui reflète elle-même les caractéristiques mésologiques que nous avons essayé de définir. *O. rastellus* se comporte dans notre région comme un indicateur valable de certaines conditions de milieu.

Nous pensons que, sur une échelle plus vaste, l'étude biogéographique du cycle de *O. rastellus* présenterait un grand intérêt.

En effet, le cycle de ce Trématode ne se déroule pas de manière identique dans la région parisienne (Joyeux et Baer, 1927) et dans les Pyrénées; il est possible que, dans d'autres régions, il présente encore des modalités nouvelles. D'autre part Wright (1960, 1966), examinant « The role of Molluscan hosts in Trematode speciation » a souligné qu'il existe *des races biochimiquement distinctes* de *Lymnaea peregra* (= *R. limosa*), races dont l'écologie, la biogéographie et la parasitofaune (Trematodes) sont différentes. Il n'est donc pas impossible que l'adaptation d'un Trématode, en des régions différentes, à telle ou telle espèce (ou race) de Mollusque, entraîne des variations dans la suite de son cycle. Cela expliquerait que dans la région parisienne et dans les Pyrénées, les cercaires issues des Mollusques présentent des potentialités différentes dans le choix du deuxième hôte intermédiaire.

C. *HAPLOMETRA CYLINDRACEA*

1. HOTES EFFECTIFS

Nous avons rencontré *H. cylindracea* dans la nature chez les hôtes suivants (les hôtes infestés à titre exceptionnel sont entre parenthèses) :

1er hôte : *G. truncatula.*
Hôte définitif : *R. temporaria* : têtards et adultes;
(*B. bufo*).

Nous considérons *B. bufo* comme un hôte exceptionnel, car nous avons rencontré seulement 3 individus parasités sur 500.

Le cycle est schématisé figure 14.

2. SPÉCIFICITÉ VIS-A-VIS DU PREMIER HÔTE

Dans le cycle d'*H. cylindracea*, la présence de *Galba truncatula* est apparemment aussi indispensable que celle de *R. limosa glacialis* dans celui de *O. rastellus.*

Mais autant la présence de *L. limosa glacialis* paraît liée à des facteurs écologiques précis, autant celle de *G. truncatula* paraît peu dépendante de tels facteurs.

Parlant de cette espèce, Astre (1922), la qualifie de « si commune dans les torrents et les ruisseaux élevés », tout en précisant qu'elle n'est rencontrée qu'exceptionnellement dans les lacs. En 1925, cet auteur suppose que ces Limnées existent cependant dans les lacs «mais qu'elles y sont localisées aux seuls endroits dont le régime se rapproche de celui de leur habitat de prédilection (pied des cascades latérales, débouché des déversoirs) ». Il ajoute : « Les Limnées vivent sur les bords du lac, rampant sur les pierres; elles font partie de la faune littorale pendant la belle saison ». Stefansky (1958) signale qu'en Pologne, *G. truncatula* est surtout abondant dans les aires montagneuses où il souligne son « terraqueus character »; il ajoute que les populations de cette Limnée sont fragmentées en îlots et qu'il est rare qu'on la trouve sur toute l'étendue d'un pâturage. Styczynska-Jurewicz (1965) note également (p. 152) que l'on rencontre *G. truncatula* dans des biotopes assez différents; cet auteur, tout comme Boycott (1936), Chowaniec et Drozdz (1959), Bednarz (1960), souligne le mode de vie « amphibie » de ce Mollusque.

Source : MNHN, Paris

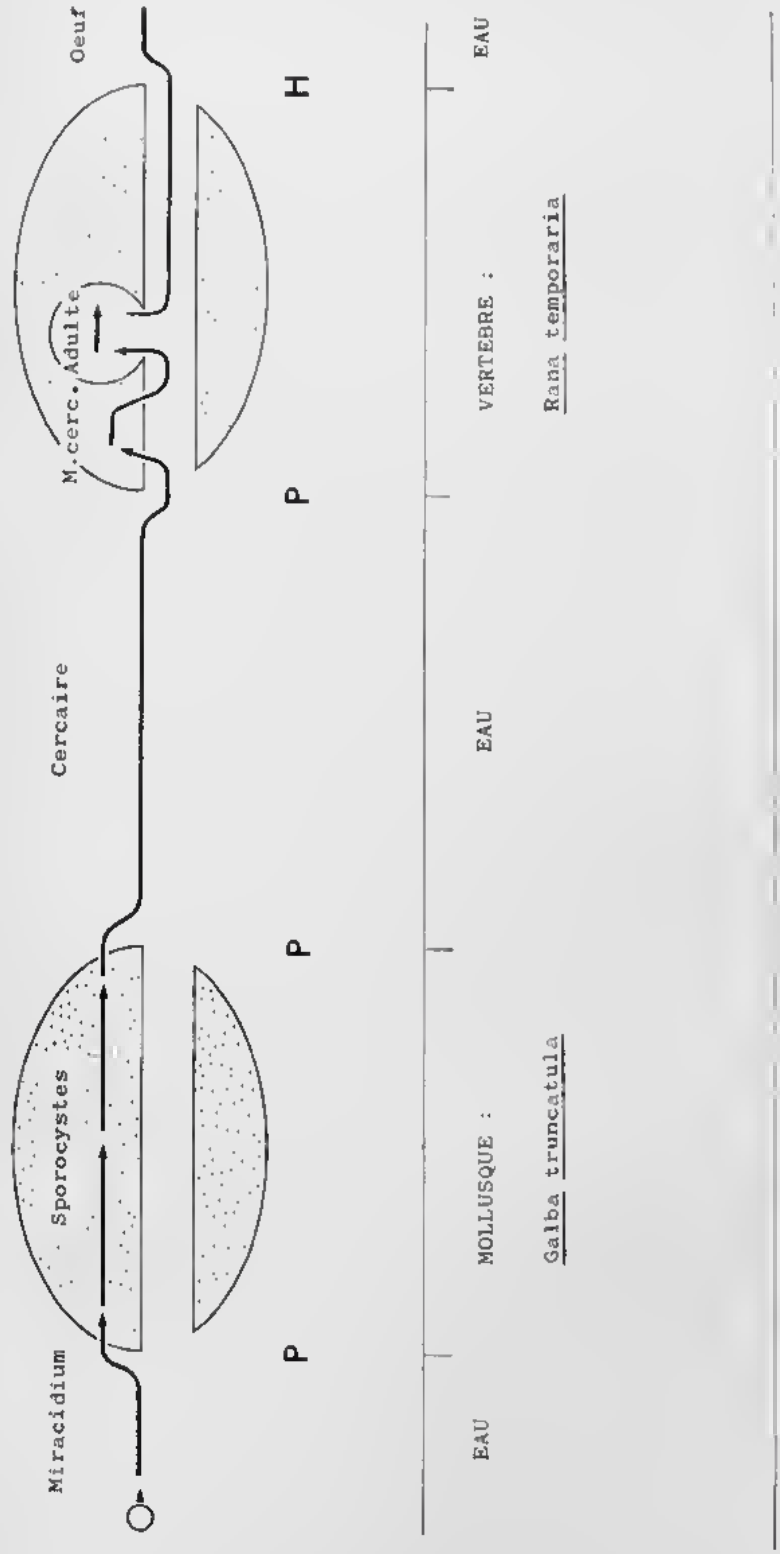


FIGURE 14

Schéma du cycle biologique de *Haplometra cylindracea* :
Succession des milieux et rôle du comportement des organismes dans les changements de milieu (voir p. 72).

Source : MNHN, Paris

Nos propres observations sont en accord avec ces données; nous les résumons ainsi :

G. truncatula existe pratiquement partout dans l'est des Pyrénées, mais il est toujours localisé de manière très fine. Lorsqu'on recherche ce Mollusque dans une station, on peut prospecter beaucoup de terrain avant de le rencontrer.

Cette espèce se trouve dans des conditions de vie extrêmement variées. Nous l'avons rencontrée dans des sources (par exemple station **49**), des canaux d'arrosage (station **8**), des prés ou des mares (station 7), des pozzines (station **20**), des prairies à Sphaignes (station **28**), des cours d'eau en forêt (station **58**), des étangs (station **46**). Nous confirmons cependant l'opinion de ASTRE : *G. truncatula* est rare dans les étangs eux-mêmes ; lorsqu'il s'y trouve (station **46**) il est strictement localisé au débouché du cours d'eau qui alimente l'étang.

3. BIOGÉOGRAPHIE

Nous pensons qu'il faut voir dans cette écologie très plastique du premier hôte, l'une des raisons de la présence d'*H. cylindracea* dans la plupart de nos stations.

La carte n° 3 indique la fréquence de ce Digène dans toutes les stations où nous avons examiné un minimum de 30 *R. temporaria*.

Elle montre que l'espèce est présente à peu près partout, et à des altitudes très variées. On remarque toutefois qu'elle n'est très abondante ni dans les zones basses de Cerdagne, ni au cœur des massifs montagneux. C'est à la périphérie de ceux-ci qu'on observe le parasitisme le plus marqué. Certaines stations orientales (**57**, **58**, **59**) concernant des colonies relativement isolées de *R. temporaria*, ne nous ont pas livré *H. cylindracea*, qui paraît donc se raréfier vers les limites d'aire de son hôte.

Le cycle étant, d'après nos recherches expérimentales, du type « à deux hôtes », on peut supposer que les fluctuations de cette fréquence sont en rapport avec des conditions variables de promiscuité entre l'Amphibien et le Mollusque, suivant le biotope précis où se trouve ce dernier. Nous devons ajouter que nous avons retrouvé dans la nature, des têtards et de très jeunes grenouilles infestées, ce qui confirme notre travail expérimental.

Pour *H. cylindracea*, on peut conclure que les conditions de déroulement du cycle sont réunies à peu près partout dans notre région, l'infestation atteignant les fréquences les plus élevées sur le pourtour des massifs montagneux.

D. *HAEMATOLOECHUS PYRENAICUS*

1. HÔTES EFFECTIFS

Nous avons rencontré les hôtes suivants effectivement parasités dans la nature :

1er hôte : *Ancylus fluviatilis*.
2e hôte : *Cordulegaster annulatus*.
Hôte définitif : *R. temporaria*;
B. bufo.

Si nous avons rencontré les *Ancylus* parasités sans difficultés, nous n'avons recueilli dans la nature qu'un seul deuxième hôte intermédiaire effectivement parasité : il s'agissait d'une larve de *Cordulegaster annulatus*. N'ayant pu travailler que dans un seul biotope (voir p. 54) il n'est pas étonnant que nous n'ayons pas trouvé couramment les hôtes porteurs des métacercaires de ce parasite rare. En particulier, nous ne pouvons confirmer au nombre de ceux-ci les Plécoptères des genres *Perla* et *Nemura*. Le cycle est schématisé figure 15.

2. SPÉCIFICITÉ VIS-À-VIS DU PREMIER HÔTE ET BIOGÉOGRAPHIE

Sachant que sur près de 2.600 *R. temporaria* de notre région, 18 seulement nous ont livré *H. pyrenaicus*, nous pensons qu'il faut considérer ce Digène comme rare, ce qui limite les possibilités d'étude des modalités naturelles de son cycle.

Nous avons cependant établi une corrélation entre la présence d'*Ancylus fluviatilis* et celle de ce Trématode, à quatre exceptions près. Nous avons trouvé des *Ancylus* et des

Source : MNHN, Paris

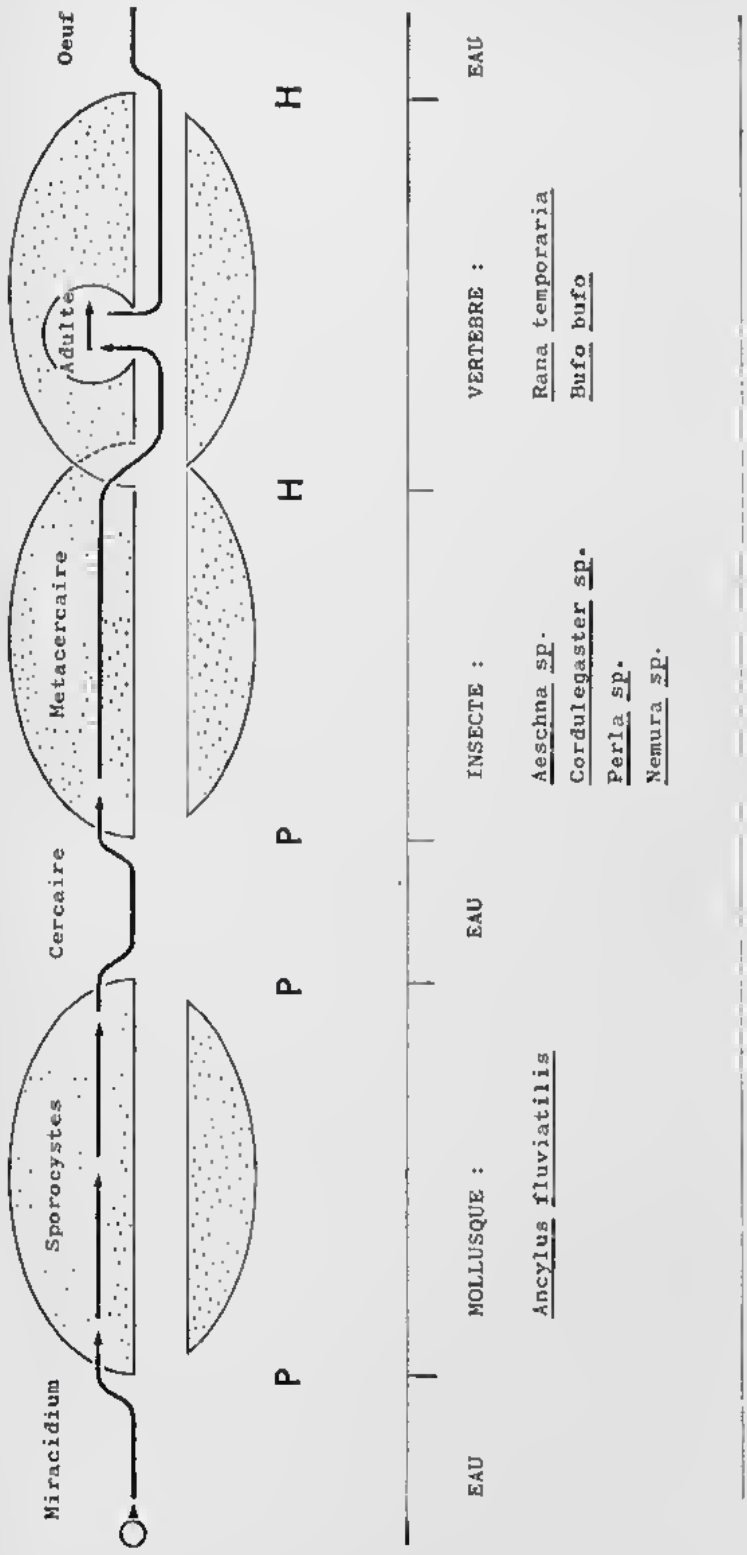


FIGURE 15

Schéma du cycle biologique de *Haematoloechus pyrenaicus* :

Succession des milieux et rôle du comportement des organismes dans les changements de milieu (voir p. 72).

Source : MNHN, Paris

Rana parasités dans l'Aude à la station **49**, dans les déversoirs des étangs de la Pera et de Malniu (stations **41** et **40**), dans l'étang de FontVive (station **24**). Mais il existe aussi des stations où *A. fluviatilis* est présent, mais où le parasite ne semble exister ni chez le Mollusque, ni chez l'Amphibien; ce sont les lacs supérieurs de la station **12** (lac de Casteilla et de Trebens), l'étang de Mont-Malus (station **39**), le ruisseau du Col Rigat (station **5**), l'estanyol de la Lladure (station **46**). La carte n° 4 indique les stations à *H. pyrenaicus* et montre que dans les stations **27** et **30**, il y a eu vraisemblablement infestation accidentelle par suite du déplacement du deuxième hôte.

Il semble confirmé que l'*Ancylus* est l'hôte indispensable de *H. pyrenaicus*, puisque celui-ci n'a été rencontré que dans des stations à *Ancylus*. Mais en certains endroits où tous les hôtes nécessaires (y compris Odonates et Plécoptères, présents pratiquement en toutes stations) sont réunis, le cycle de ce Trématode ne paraît pas se dérouler. Nous avons noté que les *Ancylus* vivent une année seulement : la reproduction a lieu vers le mois de mai et les individus meurent en septembre de l'année suivante. L'infestation par les miracidiums, la croissance des sporocystes et la libération des cercaires se produisent donc pendant ce laps de temps.

Le petit nombre de stations à *Ancylus* ne permet pas de définir clairement les limites écologiques de ce Mollusque dans notre région. Il se trouve aussi bien dans les torrents et déversoirs d'étangs que dans les étangs eux-mêmes. Dans certains cas, les *Ancylus* présentent un sommet de coquille aminci et blanchi (station **39**), peut-être en rapport avec un déficit en calcaire.

Il existe un curieux phénomène de prédation des cercaires par un Annelide Oligochète : *Chaetogaster limnaei;* ce dernier, fixé en abondance sous le rebord de la coquille des *Ancylus* paraît se nourrir en grande partie de cercaires d'*H. pyrenaicus*. Le tube digestif de cet Annelide renferme souvent de très nombreuses cercaires à des degrés divers de digestion, mais bien identifiables. Nous avons même souvent utilisé cette particularité pour détecter de manière pratique les *Ancylus* parasités, les cercaires en voie de digestion formant des masses blanches très visibles.

E. *GORGODERIDAE :*
GORGODERA EUZETI
GORGODERINA VITELLILOBA

1. HÔTES EFFECTIFS

Nos différentes stations nous ont fourni les hôtes effectifs suivants des *Gorgoderidae :*

a. *G. euzeti :*

1er hôte : *Pisidium casertanum* (Poli).
2e hôte : *Sialis lutaria* F.;
Têtards de *R. temporaria.*
Hôte définitif : *R. temporaria;*
B. bufo.

b. *G. vitelliloba :*

1er hôte : *Pisidium hibernicum* Westerlund;
Pisidium lilljeborgii Clessin;
Pisidium casertanum (Poli);
Pisidium nitidum Jenyns.
2e hôte : têtards de *R. temporaria;*
Sialis lutaria F.
Hôte définitif : *R. temporaria;*
B. bufo.

Nous avons groupé ensemble *G. euzeti* et *G. vitelliloba* à cause de la parenté de leurs cycles expérimentaux.

Nos recherches sur le terrain nous ont permis de mettre en évidence d'importantes différences dans l'écologie de ces cycles, ce qui permet une continuelle comparaison. Les cycles sont schématisés figures 16 et 17.

Source : MNHN, Paris

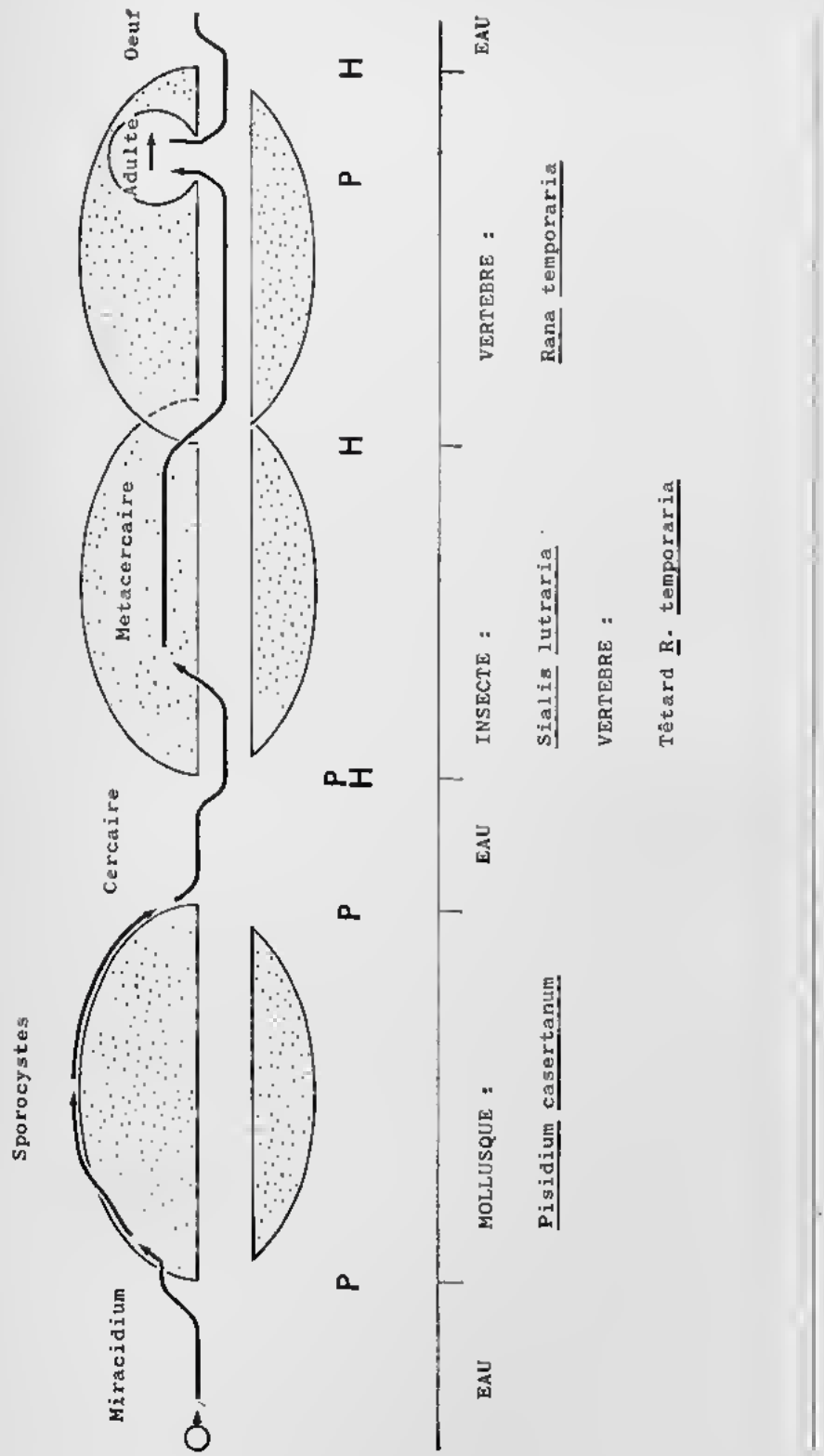


FIGURE 16

Schéma du cycle biologique de *Gorgodera euzeti* :

Succession des milieux et rôle du comportement des organismes dans les changements de milieu (voir p. 72).

Source : MNHN, Paris

2. SPÉCIFICITÉ DES *GORGODERIDAE* POUR LE PREMIER HÔTE

Les *Gorgoderidae* de nos *R. temporaria* se trouvant dans une aire où le genre *Sphaerium*, limité à de basses altitudes (800 m), n'existe pas, tous les cycles utilisent comme premier hôte intermédiaire les espèces du genre *Pisidium*.

Nous avons récolté dans la région prospectée huit espèces de *Pisidium* :

P. casertanum (Poli);
P. hibernicum Westerlund;
P. lilljeborgii Clessin;
P. milium Held;
P. nitidum Jenyns;
P. subtruncatum Malm;
P. obtusale Pfeiffer;
P. personatum Malm.

Sur ces huit espèces, les six premières font partie de la faune normale des régions montagneuses, tandis que les deux dernières, espèces de plaine ou de marécages, n'ont été rencontrées qu'exceptionnellement, respectivement au nombre de un et cinq exemplaires sur un total de 12.150 Pisidies recensées. Nous négligeons donc *P. obtusale* et *P. personatum* dans notre travail (1).

Vu le nombre élevé d'espèces de *Pisidium* présentes dans les mêmes localités ou dans des localités voisines, il est particulièrement intéressant de rechercher de manière statistique si *G. euzeti* et *G. vitelliloba* présentent une spécificité parasitaire pour leur premier hôte intermédiaire.

Pour savoir si un *Pisidium* est parasité par une cercaire donnée, il est nécessaire de l'isoler pendant plusieurs jours et de l'observer biquotidiennement pour repérer et déterminer les cercaires émises. Nous avons opéré uniquement de cette manière, car c'est la seule qui permette une détermination exacte des cercaires de nos deux *Gorgoderidae;* nous pensons, en effet, qu'il est actuellement impossible d'être certain d'une détermination effectuée sur des sporocystes ou sur des cercaires immatures, la détermination des cercaires complètement développées étant elle-même très délicate. Son inconvénient est que l'on peut douter d'avoir effectivement détecté tous les Mollusques parasités, mais en disséquant des lots-témoins de Pisidies après quatre ou cinq jours d'observation, nous avons constaté que tous les Mollusques contenant des sporocystes avaient émis des cercaires pendant ce laps de temps. Nous considérons donc cette méthode — malheureusement très longue — comme correcte. Elle permet, en outre, une détermination ultérieure précise des Pisidies par un spécialiste.

Au mois d'août 1966, nous avons ainsi isolé et trié :

— 3.865 Pisidies provenant de 13 stations différentes (**11, 12, 15, 17, 19, 20, 22, 24, 33, 37, 40, 41, 45**) où les grenouilles sont parasitées à la fois par *G. euzeti* et *G. vitelliloba;*
— 1.392 Pisidies provenant d'une station (**57**) où les grenouilles sont seulement parasitées par *G. vitelliloba.*

a. Stations à *G. euzeti* et *G. vitelliloba :*

Le tableau 8 indique pour chaque espèce :

n *Pis. :* le nombre total de Pisidies examinées;
i *G. e. :* le nombre de Pisidies parasitées par *G. euzeti;*
% *G. e. :* le pourcentage de Pisidies parasitées par *G. euzeti;*
i *G. v. :* le nombre de Pisidies parasitées par *G. vitelliloba;*
% *G. v. :* le pourcentage de Pisidies parasitées par *G. vitelliloba.*

Le χ^2 pour la distribution de *G. euzeti* (en groupant ensemble les espèces pour lesquelles l'effectif calculé est inférieur à 10) est égal à 20. Le χ^2 pour la distribution de *G. vitelliloba* (même remarque) est égal à 110.

Il semble, ces tests étant très hautement significatifs, que l'on puisse conclure que nos deux espèces de *Gorgoderidae* ne parasitent pas indifféremment n'importe quelle espèce de

(1) Signalons que, depuis la mise sous presse de ce mémoire, nous avons découvert une population relativement abondante de *P. obtusale* dans l'un des étangs de la station 12.

Source : MNHN, Paris

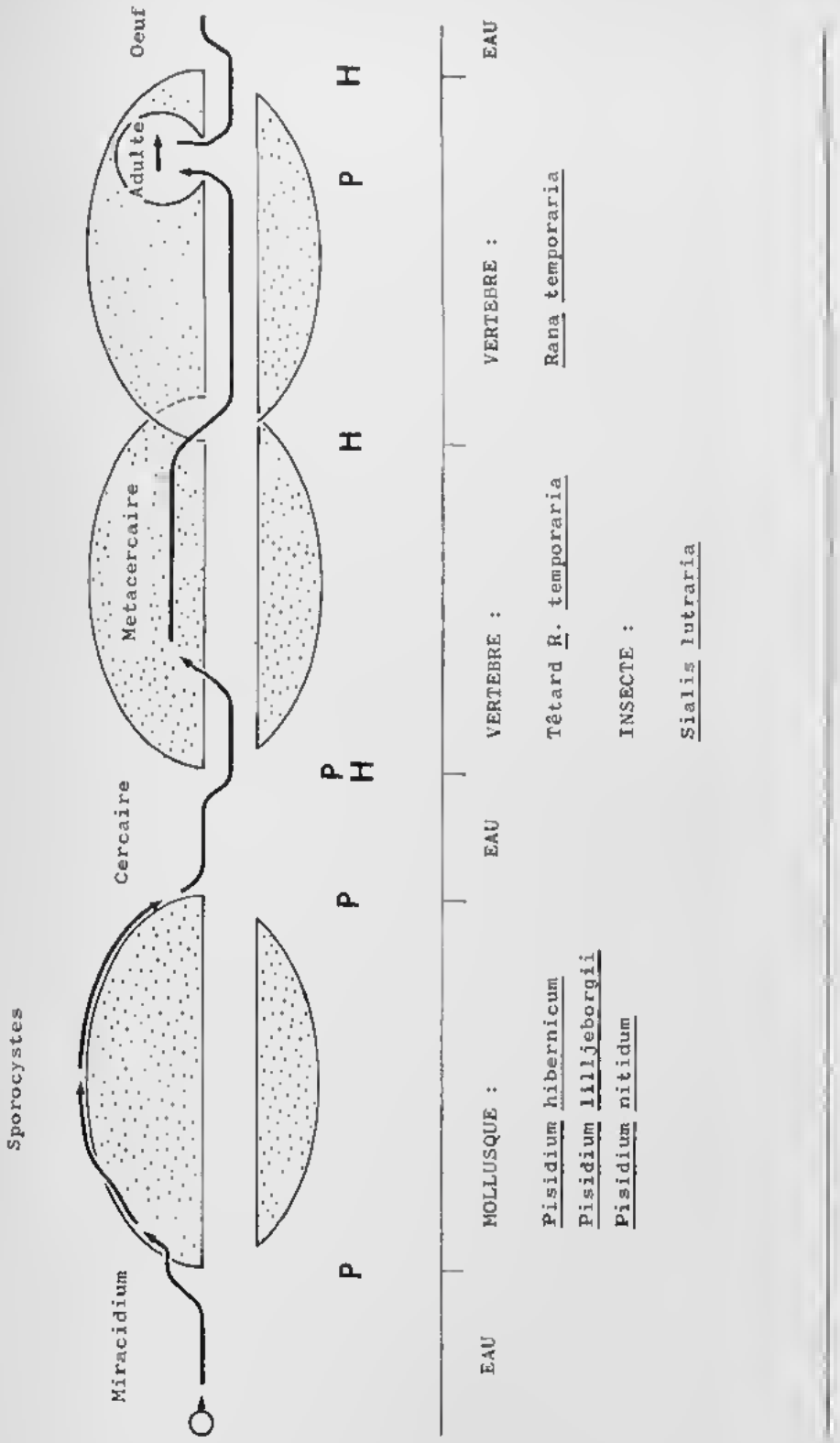


FIGURE 17

Schéma du cycle biologique de *Gorgodarina vitelliloba* :

Succession des milieux et rôle du comportement des organismes dans les changements de milieu (voir p. 72).

Source : MNHN, Paris

Pisidium. Entre *P. casertanum* et *P. lilljeborgii*, *G. euzeti* paraît avoir une spécificité préférentielle pour *P. casertanum*; *G. vitelliloba* paraît avoir une spécificité préférentielle pour *P. lilljeborgii*, et peut-être pour *P. hibernicum* dont le pourcentage d'individus parasités est très voisin de celui qui concerne *P. lilljeborgii*, mais est établi sur un nombre trop faible (190) de Mollusques.

	n *Pis.*	i *G. e.*	% *G. e.*	i *G. v.*	% *G. v.*
P. casertanum	1890	30	1,5	19	1,0
P. hibernicum	190	0	–	15	7,8
P. lilljeborgii	1284	0	–	119	9,2
P. milium	99	0	–	0	–
P. nitidum	247	0	–	6	2,4
P. subtruncatum	155	0	–	0	–

TABLEAU 8

Nous nous gardons cependant de conclure à une spécificité stricte de *G. euzeti* pour *P. casertanum*, car vu le taux très faible du parasitisme, une espèce plus rare peut être parasitée, mais nous avoir échappé. Par exemple, si l'on tient compte que le pourcentage de *P. casertanum* parasité est de 1,5 %, il est possible que *P. milium* ou *P. subtruncatum* (99 et 155 exemplaires recueillis) soient parasités à un taux semblable, malgré nos examens négatifs. Il faut ajouter que, dans ce qui précède, nous calculons des effectifs sur un ensemble de stations dont l'homogénéité est imparfaite. Cela affaiblit le sens des tests de signification, ceux-ci n'étant en principe valables que si on puise les effectifs dans une « urne » homogène. Or, isolées, aucune des stations ci-dessus ne nous a fourni des effectifs suffisants de Pisidies parasitées. Enfin, on ne peut être rigoureusement certain, une fois démontré que les distributions observées ne sont pas dues au hasard, qu'elles reflètent une différence dans le chimiotactisme des miracidiums. Des différences dans le comportement des Pisidies (préférence de certains micro-milieux de la vase par exemple) ne peuvent être rejetées *a priori*.

b. Station à *G. vitelliloba* :

Dans la station 57 (planche 1, en haut), où les Pisidies (limitées à trois espèces) sont remarquablement abondantes et remarquablement parasitées, nous nous sommes livrés à un test supplémentaire portant sur 1.392 Pisidies. Ce test nous a permis d'obtenir des résultats plus précis concernant la spécificité de *G. vitelliloba* vis-à-vis de *P. casertanum*, *P. hibernicum* et *P. lilljeborgii*.

Les résultats ont été les suivants :

— sur 753 *P. casertanum*, 2 sont parasités, soit 0,3 %;
— sur 497 *P. hibernicum*, 128 sont parasités, soit 25,7 %;
— sur 142 *P. lilljeborgii*, 17 sont parasités, soit 12,0 %.

Ces résultats, hautement significatifs d'une différence dans l'infestation (χ^2 pour cette distribution = 191) montrent que, pour *G. vitelliloba* :

— *P. hibernicum* et *P. lilljeborgii* sont des hôtes très favorables avec une préférence pour le premier;
— *P. casertanum* est un hôte presque exceptionnel.

L'ensemble des résultats précédents démontre de manière nette :

— que des cercaires de *Gorgoderidae* ne présentent pas de spécificité stricte vis-à-vis du Mollusque-hôte intermédiaire, puisque *G. vitelliloba* se développe chez *P. casertanum*, *P. hibernicum*, *P. lilljeborgii*, *P. nitidum*;

— que les populations des différentes espèces de Pisidies ne sont pas équivalentes pour le développement des parasites : il semble se manifester une spécificité préférentielle de :
— *G. euzeti* pour *casertanum*;
— *G. vitelliloba* pour *P. hibernicum* et *P. lilljeborgii*.

Source : MNHN, Paris

Un travail expérimental, nécessitant des élevages de Pisidies, malheureusement très délicats à réaliser, permettrait seul d'affirmer que cette spécificité est du type qualifié de systématique.

Les phénomènes sont plus clairs en ce qui concerne l'infestation du deuxième hôte.

3. RÔLE DU COMPORTEMENT DU DEUXIÈME HÔTE DANS SA PROPRE INFESTATION

Nous avons montré expérimentalement que les cercaires de *G. euzeti* et *G. vitelliloba* peuvent s'enkyster toutes deux, soit chez les larves de *Sialis*, soit chez les têtards, après ingestion par ces organismes.

Cependant, les expériences faites avec des *Sialis* et des têtards capturés dans des biotopes riches en Pisidies porteurs de sporocystes, nous ont montré que ces animaux jouent un rôle très différent.

Nous citons une expérience réalisée avec des *Sialis* et têtards pris exactement en un même point de la station 33.

50 larves de *Sialis* ont été données, par lots de 5, à 10 *R. temporaria* indemnes (vérifications sur lot-témoin).

50 têtards ont été donnés, par lots de 5 également, à 10 *R. temporaria* indemnes (même remarque).

L'infestation a eu lieu le 13-9-1966, la dissection des grenouilles le 15-10-1966, soit un mois après, délai qui permet une identification indiscutable des Trématodes.

Le tableau 9 donne les résultats de l'expérience.

R. temporaria ayant avalé des larves de *Sialis*			*R. temporaria* ayant avalé les têtards		
Numéros	*G. euzeti*	*G. vitelliloba*	Numéros	*G. euzeti*	*G. vitelliloba*
1.....	6	0	1.....	0	13
2.....	3	1	2.....	0	12
3.....	3	0	3.....	0	9
4.....	2	0	4.....	0	9
5.....	1	1	5.....	0	6
6.....	1	1	6.....	0	2
7.....	1	0	7.....	0	1
8.....	1	0	8.....	0	1
9.....	1	0	9.....	0	0
10.....	1	0	10.....	0	0
Total....	20	3	Total....	0	53

TABLEAU 9

Dans toutes nos expériences (une centaine d'infestations), nous avons constaté, comme dans celle-ci, que les métacercaires de *G. euzeti* se trouvaient quasi-exclusivement chez les *Sialis* et que celles de *G. vitelliloba* se trouvaient principalement chez les têtards.

Nous avons recherché, dans la nature et au laboratoire, les processus qui pouvaient être à l'origine de cette différence statistique. Sachant que l'infestation se fait par ingestion de la cercaire, sans que celle-ci manifeste un tropisme, nous avons fait porter nos observations sur l'éthologie de l'ensemble des organismes en jeu :

a. Les Pisidies vivent le plus souvent à l'intérieur de vases très légères, dans une zone comprise entre 2 et 15 mm au-dessous de la surface de la vase; elles ne sont jamais à la surface même de celle-ci. Au-dessus du siphon respiratoire de chaque *Pisidium* se trouve une sorte de « puits » étroit où se fait une circulation d'eau. Si on met des Pisidies dans un cristallisoir et si on a soin de ne pas agiter la vase, on voit se former ces « puits » et l'on peut même, à la loupe binoculaire, apercevoir au fond de ceux-ci l'extrémité du siphon du Mollusque;

Source : MNHN, Paris

b. Si on dispose dans les conditions précédentes des *Pisidium* parasités par *G. euzeti*, *on ne voit apparaître aucune cercaire à la surface de la vase.* Par contre, toujours à la loupe binoculaire, on peut les apercevoir, par groupes de 3, 4 ou davantage, *au fond* des « puits », s'agitant rythmiquement et *fixées sur le rebord de la coquille* du Mollusque. Si on promène alors à travers la vase une pipette en aspirant fortement, on ne ramène de cercaire qu'exceptionnellement, ce qui prouve qu'elles sont en majorité fixées sur les *Pisidium* et y sont fixées solidement;

c. Si on dispose, toujours dans les conditions précédentes, des *Pisidium* parasités par *G. vitelliloba*, on voit apparaître de nombreuses cercaires qui s'agitent rythmiquement et se déplacent *à la surface de la vase;* aucune ne reste au fond des « puits ». Lorsqu'elles s'échappent des valves du Lamellibranche, les cercaires montent par le « puits » et sortent de la vase; si les « puits » ont été détruits (par agitation de la vase par exemple), les cercaires, n'étant retenues à rien, *finissent quand même par s'extraire de la couche vaseuse*, grâce à leurs mouvements continuels;

d. Les larves de *Sialis*, habitantes de la couche de vase, mangent les cercaires de *Gorgoderidae* grâce à un mouvement réflexe assez particulier. Tout d'abord, il faut préciser que la vue de la cercaire en mouvement ne joue aucun rôle; une cercaire s'agitant à quelques millimètres des yeux, d'ailleurs rudimentaires, d'une larve, ne provoque aucune réaction de celle-ci, quelles que soient les conditions de fond ou d'éclairage. C'est par le sens du toucher que la larve de *Sialis* détecte sa proie. Mais nous avons établi qu'il n'y a prédation que lorsque la larve heurte la cercaire en mouvement par la région thoraco-ventrale; la larve se replie alors brusquement vers le bas, coupe la cercaire en deux fractions d'un coup de mandibule et avale l'une des fractions. Le phénomène ne se produit pas si la larve heurte la cercaire avec les pattes, l'abdomen ou même la région céphalique; il est réellement limité au cas où la cercaire passe entre les pattes de l'Insecte. Cette observation est facile à faire, à condition d'opérer avec un minimum d'épaisseur de vase, condition qu'on ne peut guère suspecter de fausser l'expérience. On remarque que la larve de *Sialis* ne semble avoir qu'une chance sur deux de s'infecter, puisque le corps même de la cercaire ne se trouve que dans l'une des fractions dues au coup de mandibules; il est possible que dans la vase profonde, la fraction contenant le corps étant vers le haut, ce soit celle-ci qui soit systématiquement avalée;

e. Les têtards dans la nature vivent à la surface de la vase et ne s'y enfoncent pas. Ils prennent leur nourriture dans sa pellicule tout à fait superficielle en aspirant les particules principalement végétales; leur intestin livre un grand nombre d'algues unicellulaires.

A la lumière de ce complexe d'observations, nous interprétons les faits de parasitisme de la manière suivante :

— les larves de *Sialis*, qui vivent normalement dans l'épaisseur de la couche de vase et s'y déplacent continuellement, rencontrent les cercaires de *G. euzeti*, fixées sur les coquilles des *Pisidium* et avalent ces cercaires. Elles ont beaucoup moins de chances de rencontrer les cercaires de *G. vitelliloba* qui naissent au même niveau que les autres, mais n'y demeurent pas, puisqu'elles sortent de la couche de vase;

— les têtards qui parcourent en tous sens la surface de la vase avalent, avec d'autres microorganismes, les cercaires de *G. vitelliloba* qui s'y agitent. Ils ont beaucoup moins de chances d'avaler celles de *G. euzeti* qui, non seulement se trouvent à un niveau plus bas, mais encore sont solidement fixées aux coquilles de *Pisidium;* pour les avaler, il faut que le têtard « broute » la surface du Mollusque, ce qui ne doit guère se produire dans la nature.

Ces phénomènes sont schématisés dans la figure 18.

Bien que les faits dont nous venons de parler résultent d'observations menées à la fois sur le terrain et au laboratoire, il serait intéressant de réaliser artificiellement une expérience reproduisant les deux possibilités d'infestation. Il suffirait théoriquement de mettre dans un même aquarium des *Pisidium* parasités par *G. euzeti* et des *Pisidium* parasités par *G. vitelliloba*, des larves de *Sialis* et des têtards. Malheureusement, l'expérience est pratiquement irréalisable, car les têtards en captivité souffrent de paniques subites et dévastatrices, de sorte qu'on retrouve vite *Sialis* et *Pisidium* bousculés et ramenés à la surface de la vase, et que l'on ne peut comparer ces conditions aux conditions qui règnent dans la nature.

Source : MNHN, Paris

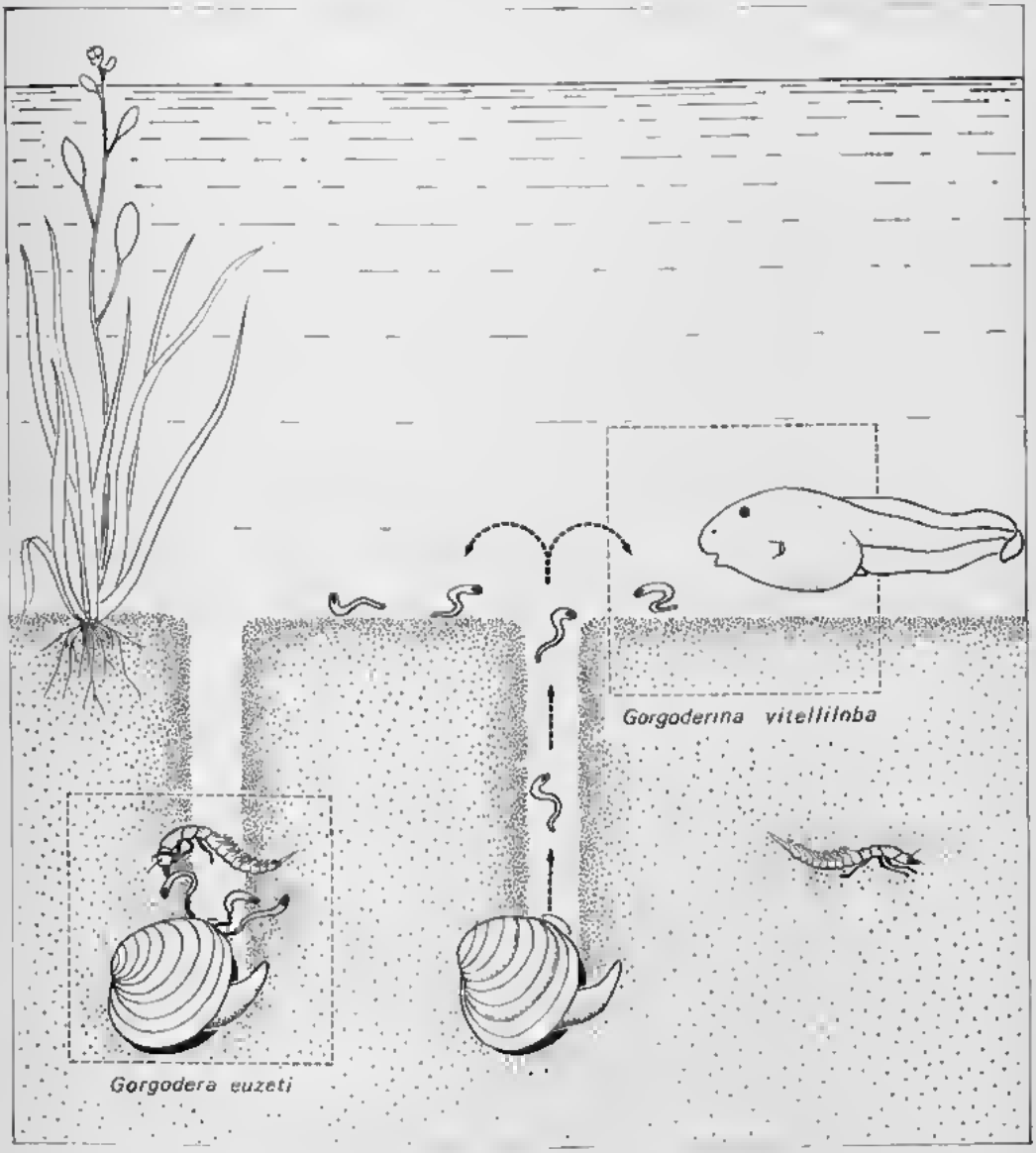


FIGURE 18

Rôle du comportement des organismes dans les cycles de *Gorgoderidae*

A gauche : infestation du deuxième hôte intermédiaire dans le cycle de *Gorgodera euzeti*.
A droite : infestation du deuxième hôte intermédiaire dans le cycle de *Gorgoderina vitelliloba*.

4. BIOGÉOGRAPHIE

Différents types de stations.

D'après les statistiques concernant la fréquence de *G. euzeti* et *G. vitelliloba* chez *R. temporaria*, nous pouvons classer nos stations en quatre catégories :

1. Stations sans *Gorgoderidae* ou à *Gorgoderidae* accidentels :
   1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 25, 26, 27, 32, 35, 48, 51.
2. Stations où *G. euzeti* domine nettement *G. vitelliloba :*
   11, 12, 15, 16, 24, 30, 33, 37, 38, 39, 40, 43, 45.

Source : MNHN, Paris

3. Stations où *G. euzeti* et *G. vitelliloba* sont approximativement équivalents :

14, 19, 20, 21, 22, 23, 31, 34, 41, 42, 46, 49, 53.

4. Stations où *G. vitelliloba* domine nettement *G. euzeti* :

9, 13, 17, 18, 28, 29, 36, 44, 47, 50, 52, 54, 55, 56, 57, 58, 59.

Dans les stations **9** et **57 à 59**, *G. vitelliloba* est le seul *Gorgoderinae* présent.

Les stations sans *Gorgoderidae* ou à *Gorgoderidae* accidentels sont des stations de faible altitude (moins de 1.800 m); elles comprennent en particulier toutes les stations de Cerdagne. Ce sont des stations éloignées de tout étang à riche faune de Pisidies. Dans les régions basses, plus ou moins cultivées, sans étang naturel, ne vivent que des populations très réduites de *P. casertanum* (stations **2, 5, 6, 27**); ces Pisidies vivent dans des zones atterries de ruisseaux ou canaux d'arrosage, ou dans des marigots plus ou moins asséchés en été, toutes conditions qui ne favorisent guère la transmission des parasites. Un cas particulier est présenté par la station **25** qui est une retenue d'eau artificielle; cette étendue d'eau, au fond caillouteux, ne nous a livré que quelques rarissimes Pisidies, ce qui explique la quasi-absence de *Gorgoderidae* (1 unique *G. euzeti* pour 33 *R. temporaria*).

Pour l'ensemble des autres stations, on peut se demander quelle est la raison des proportions variables des deux *Gorgoderidae*, qui vont parfois jusqu'à la disparition de *G. euzeti*.

Il paraît naturel, à la suite de nos observations sur la spécificité, de rechercher si la distribution géographique des espèces de *Pisidium* n'est pas responsable de celle des Trématodes. Nous avons récolté, dans douze stations, un échantillonnage aussi complet que possible de Pisidies, en prospectant non seulement les étangs, mais encore les pozzines, marigots ou méandres atterris voisins. Nous avons fait cet échantillonnage d'après 7.729 Pisidies recueillies dans :

— 5 stations où *G. euzeti* domine : **11, 30, 33, 37, 45**;
— 2 stations où les deux espèces s'équilibrent : **14, 31**.
— 5 stations où *G. vitelliloba* domine : **13, 17, 28, 44, 57**.

Le tableau 10 indique :

n *R. t.* : nombre de *R. temporaria* autopsiées.
% *G. e.* : fréquence de *G. euzeti* chez les grenouilles.
% *G. v.* : fréquence de *G. vitelliloba* chez les grenouilles.
n *Pis.* : nombre de Pisidies récoltées.
% *P. c.* : % de *P. casertanum*.
% *P. h.* : % de *P. hibernicum*.
% *P. l.* : % de *P. lilljeborgii*.
% *P. m.* : % de *P. milium*.
% *P. n.* : % de *P. nitidum*.
% *P. s.* : % de *P. subtruncatum*.

Dans ce tableau, il ne paraît guère exister de rapport entre la fréquence du parasitisme par *Gorgoderidae* et la composition des populations de *Pisidium*. Ainsi, pour *G. vitelliloba*, on s'attendrait à voir l'espèce dominer dans les stations où *P. lilljeborgii* est abondant (**14, 30, 37**), mais il n'en est rien. Il ne semble pas davantage que l'abondance relative de *P. casertanum* influence la fréquence de *G. euzeti*, bien qu'à la station 13, où *P. casertanum* est très rare (il est signalé par KUIPER, 1964, mais nous ne l'avons pas recueilli nous-mêmes), la fréquence de *G. euzeti* soit relativement faible.

Ces résultats, bien que négatifs, sont intéressants car ils démontrent que la spécificité préférentielle que nous avons mise en évidence au niveau du premier hôte n'est pas de nature à influencer profondément la fréquence des parasites chez leur hôte définitif.

En outre, nous avons pu mettre en évidence certains traits de l'écologie des Pisidies, qui montrent que ces Mollusques ne fréquentent pas indifféremment tous les biotopes à eaux calmes : tandis que les bords de lacs (pl. 7, en haut) abritent généralement plusieurs espèces, les pozzines (pl. 7, en bas) abritent seulement *P. casertanum*. Il est certain que cette répartition, qui permet de classer *P. casertanum* comme espèce eurytope, peut avoir son importance dans le déroulement des cycles biologiques de *Gorgoderidae*.

Source : MNHN, Paris

Station	n *R. t.*	% *R. t.*	% *G. e.*	n *Pts.*	% *P. c.*	% *P. h.*	% *P. l.*	% *P. m.*	% *P. n.*	% *P. s.*
11	37	46	16	841	2,4	7,4	25,4	5,1	47,0	12,7
30	618	56	21	1003	21,7	1,2	76,7	0	0,4	0
33	40	40	12	1081	60,8	0	39,2	0	0	0
37	68	37	1	263	13,0	2,6	62,8	10,6	3,8	7,2
45	30	55	10	330	63,9	0	36,1	0	0	0
14	38	18	18	630	6,4	0,3	93,0	0,3	0	0
31	85	18	20	71	100	0	0	0	0	0
13	57	19	70	198	0	53,5	1,0	11,1	33,9	0,5
17	32	25	41	222	83,8	7,2	9,0	0	0	0
28	63	3	16	566	100	0	0	0	0	0
44	30	3	40	248	19,8	2,0	13,3	12,5	24,6	27,8
57	52	0	36	2276	57,6	36,3	6,1	0	0	0

TABLEAU 10

Distribution géographique des stations.

Nous avons indiqué sur la carte n° 5, nos stations à *R. temporaria* en distinguant les quatre catégories que nous avons établies plus haut.

La carte permet les constatations suivantes :

a. Les stations sans *Gorgoderidae* ou à *Gorgoderidae* accidentels se trouvent en Cerdagne les dans vallées de la Valira del Orient (Andorre) du Carol et de l'Aude, donc dans les régions les plus basses, éloignées des étangs. Une seule station basse (**49**) a donné, pour 50 *R. temporaria*, 14 % d'individus parasités par *G. euzeti* et 14 % également d'individus parasités par *G. vitelliloba*.

b. Les stations où *G. euzeti* domine nettement paraissent former trois noyaux :

— un dans le massif du Carlit : **11, 12, 15, 16, 43, 45**;
— un dans le massif de Fontargente (frontière Andorrane Nord) : **33**;
— un dans le massif de Pessons-Campcardos (frontière Andorrane Sud) : **30, 37, 38, 39, 40.**

c. Les stations où *G. vitelliloba* domine nettement sont plutôt situées sur le pourtour de ces massifs ou entre eux :

— autour du massif du Carlit : **9, 13, 17, 18, 28, 44, 47, 50**;
— entre les massifs de Fontargente et de Pessons-Campcardos : **29, 36.**

d. Les stations où les deux espèces s'équilibrent sont situées apparemment dans une zone plus ou moins intermédiaire entre les deux précédentes, sans qu'évidemment, il soit possible d'attribuer à cette zone une aire parfaitement régulière.

Si on trace la limite approximative entre la zone où *G. euzeti* domine et celle où *G. vitelliloba* domine, on constate que cette limite passe dans la zone où les espèces s'équilibrent. Il y a donc passage progressif du type de population *b.* au type de population *c.*

Le tracé obtenu est, par ailleurs, étonnamment voisin de celui que nous avons établi pour les limites de la zone à *O. rastellus.*

Nous concluons qu'il existe une corrélation entre les caractéristiques de l'infestation par *Gorgoderidae* et les grandes unités géographiques de la région, *G. euzeti* étant, en règle générale, celui des deux parasites qui domine au cœur des massifs montagneux. Il va de soi qu'il faudrait multiplier les documents à l'infini pour obtenir une limite d'aire véritable; encore

Source : MNHN, Paris

celle-ci resterait-elle imprécise, une telle statistique, fondée sur un critère de dominance et non d'exclusivité étant soumise aux fluctuations, même réduites, du parasitisme.

Signalons enfin que l'abondance des *Sialis* dans les étangs de haute altitude n'est peut-être pas, vu les modalités du cycle de *G. euzeti* dans la nature, étrangère aux fréquences élevées de ce parasite dans le centre des massifs montagneux. C'est également la zone où le type de biotope que nous qualifions sous le nom de pozzine est le plus largement représenté.

F. — *FLUCTUATION ANNUELLE ET SAISONNIÈRE DU PARASITISME DE L'HOTE DÉFINITIF*

1. FLUCTUATION ANNUELLE

Dans toutes les stations où nous avons effectué plusieurs années de suite à des dates semblables, des prélèvements de *R. temporario*, nous avons constaté une stabilité très grande des fréquences et densités de chaque parasite. A plusieurs années d'intervalle, les caractéristiques d'une station restent semblables à elles-mêmes, qualitativement et quantitativement.

Nous citons quelques exemples, en indiquant pour chaque parasite successivement le nombre d'hôtes infestés, la fréquence en pourcentage, la densité moyenne par hôte parasité.

Station **16** :

Août 1963. — 42 *R. temporaria* examinées :

H. cylindracea.....	1	F = 2 %	d = 1
G. euzeti.....	20	F = 47 %	d = 9
G. vitelliloba.....	6	F = 14 %	d = 2

O. rastellus, H. pyrenaicus : néant.

Août 1966. — 37 *R. temporaria* examinées :

H. cylindracea.....	1	F = 3 %	d = 1
G. euzeti.....	18	F = 48 %	d = 6
G. vitelliloba.....	3	F = 8 %	d = 1

O. rastellus, H. pyrenaicus : néant.

Station **30.**

Octobre 1964. — 50 *R. temporaria* examinées :

H. cylindracea.....	23	F 46 %	d = 2
G. euzeti.....	20	F = 40 %	d = 6
G. vitelliloba.....	14	F = 28 %	d = 3

O. rastellus, H. pyrenaicus : néant.

Octobre 1965. — 44 *R. temporaria* examinées :

H. cylindracea.....	18	F = 41 %	d = 2
G. euzeti.....	13	F = 30 %	d = 10
G. vitelliloba.....	10	F = 22 %	d = 5

O. rastellus, H. pyrenaicus : néant.

Octobre 1966. — 53 *R. temporaria* examinées :

H. cylindracea.....	26	F = 49 %	d = 2
G. euzeti.....	24	F = 45 %	d = 9
G. vitelliloba.....	16	F = 30 %	d = 3

O. rastellus, H. pyrenaicus : néant.

Bien que sur des lots parfois moins importants, nous avons vérifié la faible amplitude des fluctuations dans d'autres stations et pour l'ensemble de nos Trématodes.

Source : MNHN, Paris

2. FLUCTUATION SAISONNIÈRE

Nous nous fonderons sur l'exemple de la station **30**; il s'agit de l'étang de Porté (altitude 2.030 m) voisin du col du Puymorens. C'est un étang de petites dimensions (250 m de diamètre), peu profond (2 à 3 m), à végétation importante (*Carex, Menyanthes, Subularia, Isoetes*), abritant une population très abondante de *R. temporaria*.

Par des prélèvements mensuels de 40 à 60 individus, nous avons étudié la variation de la fréquence et de la densité des Digènes présents. Ceux-ci sont *H. cylindracea, G. euzeti* et *G. vitelliloba*. Accidentellement, nous avons également recueilli *O. rastellus* et *H. pyrenaicus* par suite de la dissémination du 2e hôte. Nous limiterons notre étude aux trois premières espèces, pour lesquelles la station 30 constitue un épidémiotope complet au sens de REBECQ.

Variation de fréquence et de densité des parasites.

En effectuant notre série de prélèvements parmi les grenouilles qui fréquentent le bord du lac, nous avons constaté que chacun des parasites présentait son propre type de variation annuelle, aussi bien en ce qui concerne sa fréquence (pourcentage d'Amphibiens parasités) qu'en ce qui concerne sa densité (nombre moyen de parasites par Amphibien infesté).

Le tableau 11 groupe les résultats obtenus en 1965 et 1966, l'année étant divisée en trois périodes, mai-juin, juillet-août, septembre-octobre (les grenouilles entrent en hibernation fin octobre et en sortent vers le 10 mai dans cette station). Pour chaque parasite, le premier nombre indique la fréquence, le deuxième (entre parenthèses) la densité. Chaque statistique, portant sur deux mois, est fondée sur un minimum de 90 *R. temporaria* autopsiées.

Parasites (F = fréquence, D = densité)		1965			1966		
		Mai Juin	Juillet Août	Sept. Octobre	Mai Juin	Juillet Août	Sept. Octobre
Gorgodera euzeti....	F...	38	100	29	34	98	45
	D...	(5,7)	(12,7)	(10,5)	(5,1)	(15,0)	(8,7)
Gorgoderina vitelliloba.	F...	28	6	23	23	14	31
	D...	(2,8)	(1,0)	(4,7)	(3,6)	(1,8)	(2,6)
Haplometra cylindracea.	F...	44	48	41	36	45	49
	D...	(1,5)	(1,9)	(2,1)	(1,8)	(2,5)	(2,4)

TABLEAU 11

Ce tableau montre que, *chez les grenouilles capturées au bord de l'étang,* on observe chaque année :

— une très forte hausse de la fréquence de *G. euzeti* en été, suivie en automne d'un retour à un niveau voisin de celui du printemps.

— à l'inverse, une baisse estivale de la fréquence de *G. vitelliloba* suivie d'une forte remontée automnale;

— une fréquence peu variable de *H. cylindracea*.

Interprétation (fig. 19).

Les statistiques précédentes peuvent s'interpréter en fonction du comportement estival de *R. temporaria*. Nous rappelons qu'en juillet-août, ne se trouve au bord de l'étang qu'une fraction de la population, que nous avons qualifiée de « sédentaire », l'autre fraction, « migrante », se trouvant dispersée dans les rhodoraies (voir p. 15).

Source : MNHN, Paris

Nous rappelons aussi que la fraction sédentaire est constituée principalement de mâles. Ainsi, dans les prélèvements analysés, nous avons dénombré les proportions de mâles du tableau 12.

	Proportion de mâles		
	Mai-juin	Juillet-août	Sept.-octobre
	%	%	%
1965	48,0	93,6	47,6
1966	54,0	90,9	58,5

TABLEAU 12

Nous interprétons ainsi les fluctuations saisonnières du parasitisme :

Cas de *Gorgodera euzeti :*

Parmi les Trématodes concernés par les chiffres cités, seul *G. euzeti* possède un cycle dont le mode habituel comprend un insecte à larves aquatiques (*Sialis lutaria*). Cela explique que les grenouilles qui restent au bord du lac, se nourrissant abondamment de *Sialis*, au printemps et au début de l'été, subissent une véritable inflation du parasitisme par *Gorgodera*. Par contre, comme nous l'avons exposé dans l'étude de leur comportement, les grenouilles de la fraction migrante ont une nourriture composée principalement d'Orthoptères qui ne leur transmettent aucun stade larvaire d'Helminthe; elles s'infestent donc beaucoup moins que les mâles restés au voisinage de l'eau.

Lorsqu'au début de septembre, les deux fractions se réunissent, l'arrivée des grenouilles migrantes peu parasitées, parmi les grenouilles sédentaires très parasitées, fait baisser brusquement le taux moyen (fréquence et densité) d'infestation de l'ensemble. Ajoutons qu'à partir du mois d'août, il n'y a plus de *Sialis* adultes, et l'infestation de l'Amphibien ne se fait plus.

Quand la population de *R. temporaria* est tout entière rassemblée à l'automne, la surcharge parasitaire subie par les mâles sédentaires se traduit par une différence sensible de parasitisme entre les sexes : l'ensemble des prélèvements de septembre-octobre 1965 et 1966 donne les fréquences et densités suivantes pour *Gorgodera :*

Mâles : 45 % (7,9);
Femelles : 33 % (6,5).

La différence concernant la nourriture prise par les deux fractions de la population a été vérifiée par l'examen de nombreux contenus stomacaux; ces examens, effectués à la fin des mêmes journées pour des grenouilles des deux fractions, ont donné comme pourcentages moyens de proies :

— fraction sédentaire : 80 % d'Insectes à larves aquatiques (parmi lesquels des *Sialis*), 20 % d'Orthoptères et divers;
— fraction migrante : 95 % d'Orthoptères, 5 % d'Insectes à larves aquatiques et divers.

Cette étude montre que les variations de fréquence et de densité de *G. euzeti* sont liées non seulement à la fluctuation de la population parasitaire elle-même, mais encore à des changements de volume et de composition de la population de l'hôte.

En outre, la différence de parasitisme suivant les sexes n'est pas en relation directe avec un phénomène de nature hormonale.

Une telle différence (infestation par des Digènes plus forte chez les mâles de grenouille rousse que chez les femelles) a été déjà rapportée par MAZURMOVITCH (1951), MARKOV et ROGOZA (1955) et LEES (1962 *b*). Ce dernier auteur suppose que « the female sex hormones depress the level of parasitization by helminths » et ajoute : « The mechanism by which this is achieved is not yet known ».

Source : MNHN, Paris

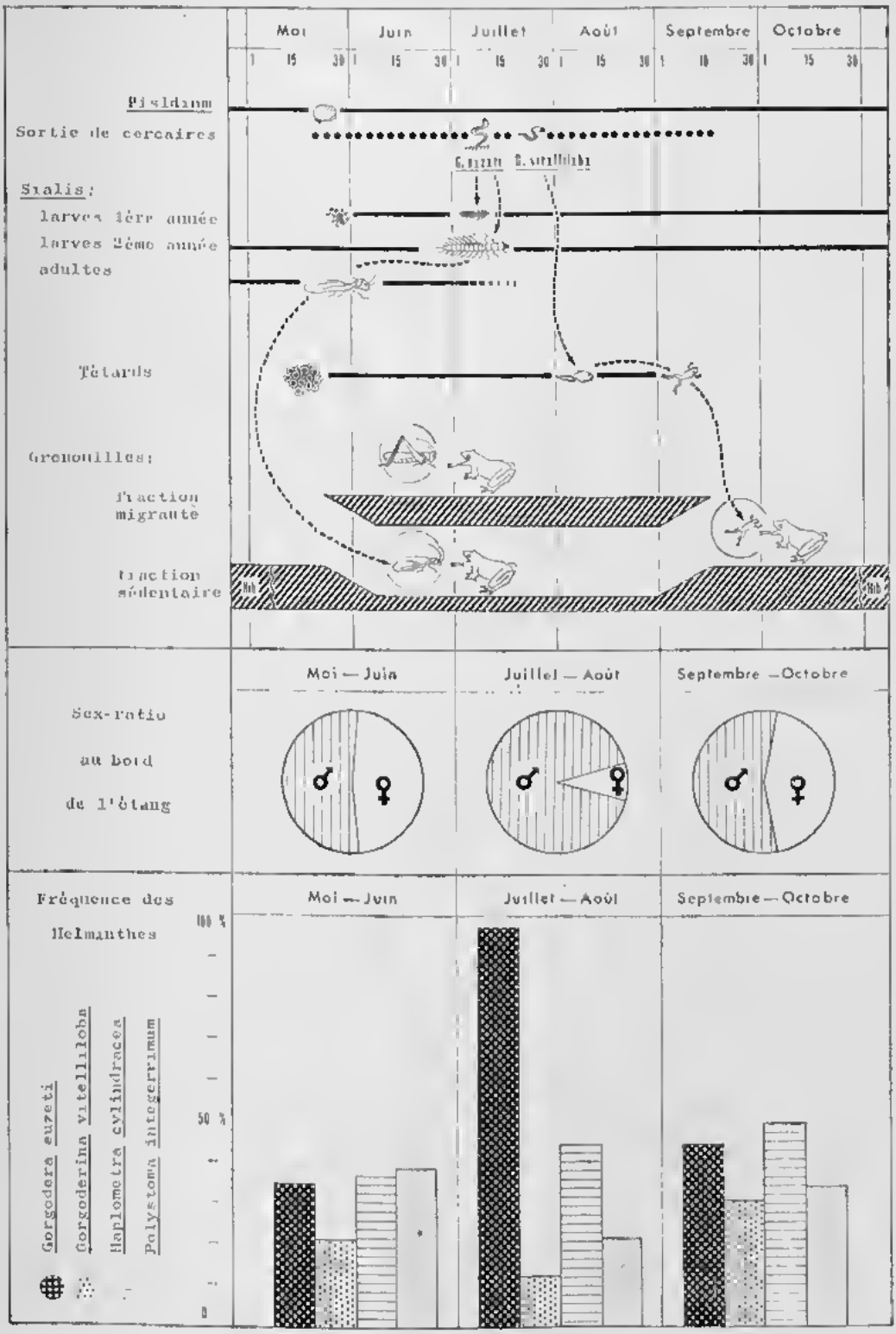


FIGURE 19

Phénomènes d'infestation chez *Rana temporaria*, d'après les observations réalisées à la station 30

De bas en haut :

- variation de la fréquence des Helminthes;
- variation de la sex-ratio;
- déroulement des cycles de *Gorgoderidae*.

Source : MNHN, Paris

Sans nier une possible action directe des hormones sur le niveau de l'infestation parasitaire, nous pensons que toute conclusion de ce genre doit être subordonnée à une étude très fine du comportement : un amphibien prend une *nourriture qui varie fortement* avec son *éloignement* de l'écosystème aquatique.

Nos recherches s'ajoutent aux exemples déjà connus sur les rapports entre la nourriture des animaux et leur parasitisme, mais les auteurs ont surtout fait des rapprochements entre le type de nourriture d'une *série d'espèces d'hôtes* et la composition de leur parasitofaune. Ainsi, GINETSINSKAYA (1949) a-t-elle pu mettre en parallèle la nourriture des oiseaux avec les fréquences de Trématodes et de Cestodes; les travaux de PEARSE (1930), KIRSHENBLAT (1938), VASILEV (1949) sur les Rongeurs, de GORBUNOVA (1936) sur les Poissons et BYKHOVSKAYA-PAVLOVSKAYA sur les Poissons (1940) et les oiseaux (1966), mettent en évidence de pareilles différences entre espèces.

NOBLE (1966) souligne : « The diet of fishes and amphibians is the most important of all biotic features in determining the nature of their parasite faunas... Those frogs and salamanders that move between land and water, but are predominantly aquatic, possess more kinds of parasites than the more terrestrial species because of the more varied habitats encountered by the former groups. »

Il est remarquable qu'à ces différences entre espèces, s'ajoutent des *différences à l'intérieur d'une même espèce, suivant le comportement des fractions de sa population.*

A notre connaissance, l'influence sur l'helminthofaune d'un comportement saisonnier et lié au sexe de l'hôte définitif, n'avait pas été soupçonnée jusqu'à ce jour.

Cas de *Gorgoderina vitelliloba :*

G. vitelliloba a comme deuxième hôte intermédiaire habituel le jeune Amphibien, et les adultes s'infestent par cannibalisme à partir du moment de la métamorphose (fin août); cela explique l'augmentation de fréquence et de densité de ce parasite en septembre-octobre; l'infestation a lieu au moment où les grenouilles des deux fractions se réunissent, de sorte que le phénomène de la migration n'intervient pas pour modifier la courbe générale du parasitisme. Elle paraît intervenir légèrement sur le parasitisme comparé des sexes, puisque une statistique portant sur 146 *R. temporaria* (66 mâles et 80 femelles) capturées en octobre donne les fréquences et densités suivantes :

Mâles : F = 31,8 % d = 2,7;
Femelles : F = 25,0 % d = 3,5.

Cela s'explique par la période de la métamorphose (fin août) : les mâles de la fraction sédentaire se trouvent en contact avec les jeunes grenouilles une quinzaine de jours avant les femelles de la fraction migrante; il est normal qu'ils s'infestent un peu plus. Mais cette influence est ici limitée.

Cas de *Haplometra cylindracea :*

Nous savons que ce Trématode comporte un seul hôte intermédiaire, *G. truncatula*, dont la dispersion dans des biotopes très divers (entre autres, avons-nous dit, ruissellements, prairies à Sphaignes et pozzines) explique que les grenouilles s'infestent à peu près également en tous lieux. Nous pensons, par ailleurs, que ce parasite possède une longévité importante, ce qui limite l'effet des éventuelles fluctuations de l'infestation.

Dans la figure 19, nous avons indiqué, à côté des fréquences des Digènes, celles de *Polystoma integerrimum*, Monogène dont l'écologie est étudiée Quatrième partie, chapitre III.

Les phénomènes que nous venons de décrire dans la station 30 sont l'illustration d'un phénomène général dans les stations-étangs. Le comportement des grenouilles et son influence sur les taux de parasitisme a été vérifiée dans nos autres stations.

Source : MNHN, Paris

QUATRIÈME PARTIE

MONOGENEA

A côté des Digenea, nous avons rencontré chez *R. temporaria* un Monogène *Polystomatidae*, *Polystoma integerrimum* (Fröhlich, 1798), parasite commun de la vessie urinaire.

Nous avons étudié en détail la biologie et l'écologie de ce parasite, ce qui nous a permis de préciser des modalités jusqu'alors inconnues ou mal connues de son cycle. Nous avons donc recherché parmi les Amphibiens de nos régions s'il existait d'autres espèces de Monogènes susceptibles de confirmer ou d'approfondir ces observations.

Nous avons rencontré des Polystomes chez *Pelobates cultripes* (Cuv.) et chez *Hyla meridionalis* Boettger. Nous avons étudié leur cycle expérimental et l'écologie de leur cycle dans la nature; les résultats de ces recherches permettent de multiples comparaisons avec le cycle du Polystome de *R. temporaria* et nous ont fourni des enseignements précieux à propos du problème de la néoténie chez ces parasites.

C'est pourquoi nos recherches sur les Monogènes s'adressent conjointement à trois espèces de *Polystoma*, que nous indiquons ci-dessous, dans le cadre de leur systématique :

Monogenea Carus, 1863;
Polyopisthocotylea Odhner, 1912;
Polystomatoidea Price, 1936;
Polystomatidae Gamble, 1896;
Polystomatinae Gamble, 1896;
Gen. *Polystoma* Zeder, 1800.

Polystoma integerrimum (Frohlich, 1798), parasite de R. *temporaria* L.;

Polystoma gallieni Price 1938, parasite de *H. meridionalis* Boettg.;

Polystoma pelobatis (Euzet et Combes, 1966), parasite de *P. cultripes* (Cuv.).

CHAPITRE I

DESCRIPTION DES ESPÈCES

Parmi les trois espèces de *Polystomatidae* que nous avons rencontrées, deux (*P. integerrimum* et *P. gallieni*) ont été déjà décrites de manière détaillée par plusieurs auteurs, la troisième (*P. pelobatis*) a été décrite par Euzet et nous-mêmes (1966) sous le nom de *P. integerrimum pelobatis* et élevée par la suite au rang d'espèce (Combes, 1966 *b*).

Pour la description complète de *P. integerrimum*, on se reportera aux travaux de Zeller (1872), Halkin (1902), Gallien (1935) et Williams (1960 *a* et *b*), pour celle de *P. gallieni* au travail de Gallien (1947), pour celle de *P. pelobatis* à notre note de 1966.

Nous ne donnons ci-dessous qu'un résumé de leurs principales caractéristiques, en insistant sur les points qui les différencient. Toutes les dimensions sont données d'après les exemplaires récoltés dans notre région de recherches.

Source : MNHN, Paris

POLYSTOMA INTEGERRIMUM (Fröhlich, 1798)

Hôte : *Rana temporaria* L.

Morphologie (fig. 20) :

Nos exemplaires mesurent en moyenne 10,1 mm de longueur sur 3,4 mm de largeur.

Ils ont une forme classique de *Polystomatidae* : corps aplati, déformable, plus effilé à l'avant, prolongé postérieurement par le hapteur. Celui-ci porte six ventouses circulaires et des crochets chez lesquels on distingue :

— une paire d'hamuli,

— huit paires de crochets larvaires se répartissant en :

1 paire de crochets postérieurs,
1 paire de crochets postéro-latéraux,
6 paires de crochets latéraux numérotés de 1 à 6, d'arrière en avant; les paires nos 1, 2 et 3 sont intraventousaires.

Les hamuli mesurent en moyenne 524 µ de longueur. Ils comprennent une lame prolongée par un manche et une garde, manche et garde étant séparés par une encoche; l'extrémité distale de la lame se prolonge par la pointe (située hors du corps de l'animal) en arrière de laquelle se voit une oncosité dorsale servant à l'insertion des muscles. Chez cette espèce, le manche est arqué, la garde nettement plus large que le manche. Le rapport *a/g* (voir Euzet et Combes, 1966), c'est-à-dire longueur totale du crochet/longueur de la garde est égal à 1,9 d'après les mesures de 40 hamuli.

Les crochets larvaires sont du type « à conducteur » (Baer et Euzet, 1960) encore appelés « à domus » (Llewellyn, 1962). Ils comprennent une pointe recourbée, à l'extrémité d'un manche rectiligne à mi-longueur duquel s'insère une garde courte. Les crochets sont qualifiés de larvaires car ils existent déjà, identiques en forme et dimensions, chez la larve de l'animal.

Anatomie :

Appareil digestif :

Il comprend la bouche, située au centre d'une ventouse antérieure subterminale ventrale, le pharynx musculeux, des glandes post-pharyngiennes, le canal bucco-intestinal, un œsophage court et deux branches intestinales latérales.

Les branches intestinales sont réunies par une grande dilatation postérieure située dans le hapteur et par plusieurs anastomoses transverses post-ovariennes. Celles-ci sont fondamentalement au nombre de trois, mais il a déjà été dit (Euzet et Combes, 1966) que cela n'est pas rigoureux; il peut y avoir deux anastomoses seulement, il peut se former un réseau de communication entre les anastomoses, il peut même exister, quoique rarement, une anastomose supplémentaire pré-ovarienne.

Vers l'extérieur, les branches intestinales émettent de petits cæcums plus ou moins ramifiés qui confluent souvent pour former une sorte de canal marginal. Celui-ci n'est pas une illusion due à la compression des animaux, car nous avons observé sur le vivant la circulation du contenu digestif dans ce canal marginal. Dans la région antérieure, il existe aussi quelques petits cæcums vers l'intérieur, mais ceux-ci ne confluent ordinairement pas entre eux.

L'ensemble de cet appareil digestif présente l'aspect d'une fine dentelle chez les individus aplatis.

Appareil génital femelle :

L'ovaire est situé latéralement au quart antérieur du corps. C'est une masse renflée, claviforme, qui présente vers l'avant une zone rétrécie où se fait la multiplication des ovogonies.

L'oviducte prend naissance dans la région postérieure de l'ovaire. Il reçoit un vitelloducte médian et aboutit à l'ootype. Il est en communication avec l'une des branches digestives par l'intermédiaire du canal génito-intestinal.

A la base de l'ootype débouchent les canalicules des glandes unicellulaires de Mehlis chez lesquelles on distingue un groupe proximal, à canalicules très courts, et un groupe distal, à canalicules longs.

L'utérus lui fait suite, et, après trois ou quatre boucles, aboutit à l'atrium génital; il peut contenir plusieurs œufs (jusqu'à une vingtaine). L'œuf mesure 180 sur 100 µ.

L'atrium génital s'ouvre à l'extérieur par le pore génital medio-ventral, situé juste en arrière de la bifurcation intestinale.

L'appareil vitellin est constitué par de petits follicules occupant la plus grande partie du corps, à l'exclusion de la région péri-ovarienne. Deux vitelloductes longitudinaux, au trajet irrégulier, donnent naissance à deux vitelloductes transverses qui confluent eux-mêmes en un vitelloducte médian, en arrière de l'ovaire.

Sur le trajet de chaque vitelloducte transverse aboutit un canal vaginal. Chaque canal s'ouvre à l'extérieur par des pores très fins situés sur un petit bourrelet latéral. Les deux bourrelets sont situés au niveau du bord antérieur de l'ovaire.

Source : MNHN, Paris

FIGURE 20
Polystomo integerrimum (Fröhlich, 1798)
Vue ventrale.

Source : MNHN, Paris

Appareil génital mâle :

Le testicule est divisé en de très nombreux cystes testiculaires qui s'étendent contre la paroi ventrale du corps, depuis le niveau des vitelloductes transverses jusqu'à celui du bord antérieur du hapteur. A l'avant de l'ensemble se détache un canal déférent qui aboutit au bulbe copulateur, musculeux et muni de huit épines mesurant chacune 30 µ de longueur. Le bulbe s'ouvre dans l'atrium génital, juste en avant de l'utérus.

Appareil excréteur :

Les canalicules excréteurs aboutissent de chaque côté du corps à un canal collecteur qui se jette dans une ampoule pulsatile au niveau de la bifurcation intestinale. Les deux ampoules s'ouvrent chacune à l'extérieur par un pore latéro-dorsal.

POLYSTOMA PELOBATIS (Euzet et Combes, 1966)

Hôte : *Pelobates cultripes* (Cuv.)

Morphologie (fig. 21) :

Nos individus mesurent en moyenne 10,2 mm de longueur sur 3,8 mm de largeur.

La morphologie du corps et du hapteur est tout à fait comparable à celle de *P. integerrimum*. Toutefois, sur un ensemble important de préparations *in toto*, *P. pelobatis* apparaît un peu plus trapu, un peu plus massif que *P. integerrimum*.

En outre, la morphologie des hamuli présente des particularités. Dans l'hamulus de *P. pelobatis*, qui mesure en moyenne 514 µ de longueur, le manche est allongé, rectiligne, assez étroit; la garde est toujours un peu plus courte et un peu plus large que le manche; chez les individus mûrs, l'oncosité est nettement dorsale, toujours très saillante, et son importance donne l'illusion d'un rétrécissement dans la silhouette du manche. De profil, cette partie terminale de l'hamulus a l'aspect d'une tête d'oiseau de proie. Le rapport *a/g*, d'après la mesure de 40 hamuli, est ici égal à 3,5, donc nettement supérieur à celui observé chez *P. integerrimum* (1,9).

Anatomie :

Appareil digestif :

En 1938, Gallien, parlant du Polystome qu'il a découvert chez *P. cultripes*, note qu'il « a une morphologie très comparable à celle de *P. integerrimum* » mais que son « tube digestif présente des caecums moins nombreux, moins profondément découpés ».

Comme chez *P. integerrimum*, la bouche s'ouvre au centre de la ventouse antérieure et donne accès au pharynx, puis à l'œsophage. Les glandes post-pharyngiennes et le canal bucco-intestinal sont présents. Les deux branches intestinales, qui présentent sur leur bord extérieur de nombreux caecums latéraux, sont réunies par des anastomoses post-ovariennes transverses et confluent postérieurement au niveau du hapteur où elles forment une dilatation.

Mais si cette topographie générale paraît conforme à celle de *P. integerrimum*, il existe des différences dans l'importance et la forme des caecums latéraux d'une part, des anastomoses transverses d'autre part.

Les caecums latéraux de *P. pelobatis* sont larges, courts, faiblement ramifiés, et surtout ne sont jamais anastomosés en canal marginal. En outre, il n'y a pas d'ébauche de caecums axiaux dans la région utérine.

Les anastomoses transverses sont en nombre variable ; sur 42 individus :

2 ont une anastomose,
17 ont deux anastomoses,
13 ont trois anastomoses,
10 ont quatre anastomoses.

Les ramifications des anastomoses sont peu nombreuses, peu divisées, et les quelques branches formées se terminent en courts caecums volumineux. L'ensemble de cet appareil digestif ne rappelle que de très loin une dentelle.

Appareil génital femelle :

Il est très semblable à celui de *P. integerrimum*; le canal génito-intestinal est présent; les bourrelets portant les ouvertures vaginales sont, comme précédemment, au niveau du bord antérieur de l'ovaire. L'œuf mesure 180 sur 100 µ.

Source : MNHN, Paris

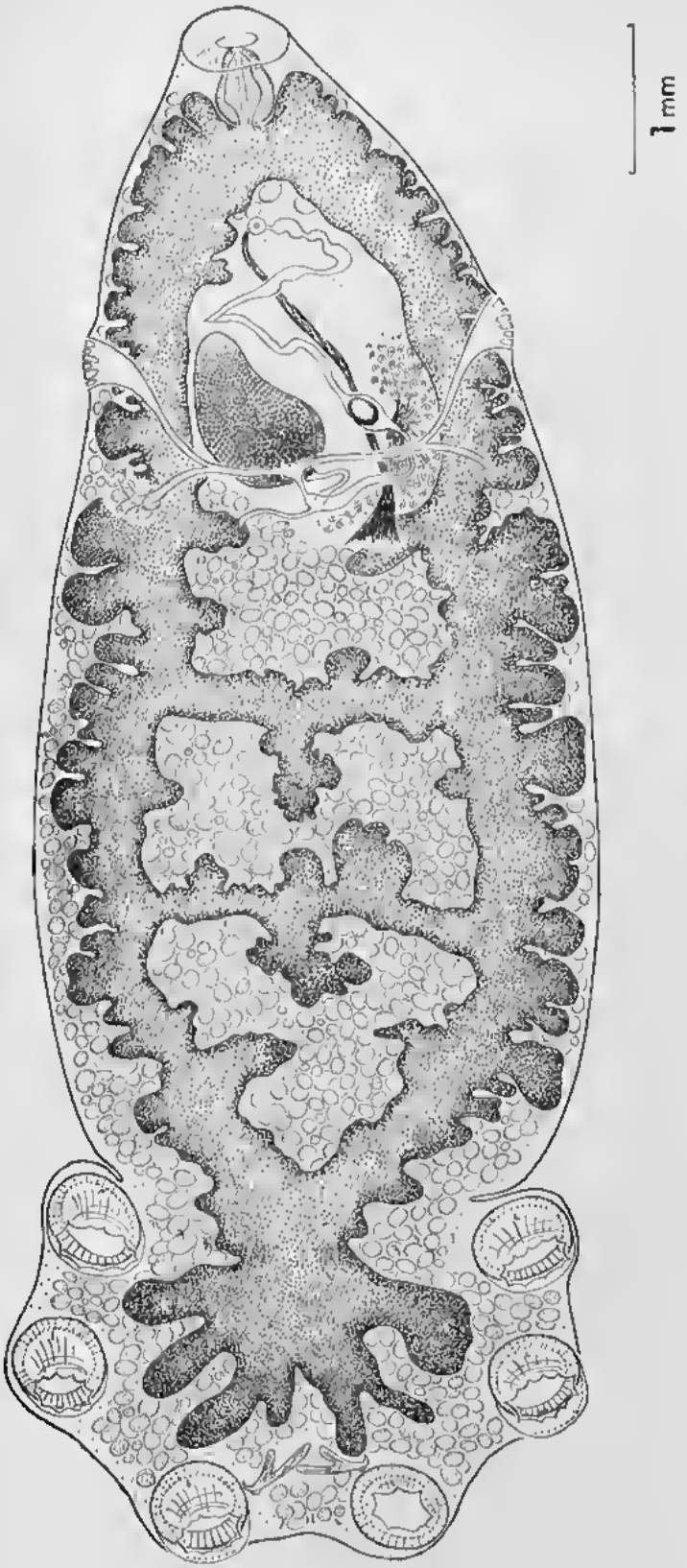


FIGURE 21
Polystoma pelobatis (Euzet et Combes, 1966) [d'après Euzet et Combes, 1966]
Vue ventrale.

Source : MNHN, Paris

Appareil génital mâle :

Il est également très semblable à celui de *P. integerrimum*; en particulier les épines du bulbe copulateur sont identiques en nombre et dimensions.

Appareil excréteur :

Il n'existe aucune différence par rapport à la description donnée pour *P. integerrimum*.

POLYSTOMA GALLIENI Price, 1938

Hôte : *Hyla meridionalis* Boettg.

MORPHOLOGIE (fig. 22) :

Nos exemplaires mesurent en moyenne 5,5 mm de longueur sur 1,1 mm de largeur.

P. gallieni se distingue avec netteté des deux espèces précédentes, en plus de sa petite taille, par sa silhouette générale : celle-ci montre un élargissement peu prononcé de la région moyenne du corps, de sorte que sur les préparations *in toto*, les bords de l'animal sont subparallèles, avec un rétrécissement limité aussi bien vers l'avant que vers l'arrière. Le hapteur lui-même est à la fois moins important et moins distinct que chez les espèces précédentes; bien que parfaitement individualisé, il s'inscrit presque dans l'alignement du corps proprement dit. Il occupe seulement le dixième de la longueur totale de l'animal.

Ventouses et crochets larvaires présentent la disposition classique.

Les hamuli mesurent en moyenne 145 µ de longueur; ils sont caractérisés par l'absence d'encoche, la garde et le manche étant réunis l'un à l'autre sur toute leur longueur; tout au plus quelques indentations peuvent-elles s'observer à la partie profonde du crochet. La lame est forte et la pointe brusquement recourbée vers l'avant.

ANATOMIE :

Appareil digestif :

Bouche, pharynx, glandes post-pharyngiennes, canal bucco-intestinal et œsophage ne présentent aucun caractère particulier.

Les branches intestinales sont caractérisées par l'absence constante de toute anastomose transverse; seule l'anastomose haptoriale existe, moins nettement dilatée cependant que chez les deux espèces précédentes.

Sur le bord extérieur et sur leur bord intérieur, les branches intestinales émettent des caecums assez peu ramifiés, et qui ne s'anastomosent jamais entre eux.

Appareil génital femelle :

La disposition générale est conforme à celle que nous avons décrite chez les espèces précédentes. En particulier, l'ovaire possède une région antérieure rétrécie, il existe un canal génito-intestinal, des glandes de Mehlis proximales et distales, un utérus contourné, des papilles vaginales donnant naissance à des conduits vaginaux qui se jettent dans les vitelloductes transverses. L'œuf mesure 180 sur 100 µ.

Appareil génital mâle :

Le testicule est formé de cystes nombreux formant une nappe ventrale, ayant la même extension que chez les espèces précédentes. Canal déférent, bulbe copulateur et épines génitales ne présentent aucun caractère original.

Appareil excréteur :

Il n'existe aucune différence par rapport à la description donnée pour *P. integerrimum*.

DISTINCTION DES TROIS ESPÈCES

La distinction pratique des trois espèces peut se faire à l'aide de la clé suivante qui résume leurs caractéristiques majeures :

1. Appareil digestif montrant des anastomoses transverses..... 2
   2. Appareil digestif à ramifications fines et nombreuses; hamuli à manche courbé, à peine plus long que la garde... *P. integerrimum*
   2'. Appareil digestif à ramifications grossières et peu nombreuses; hamuli à manche droit nettement plus long que la garde..... *P. pelobatis*

1'. Appareil digestif sans anastomoses transverses ..... *P. gallieni*

Source : MNHN, Paris

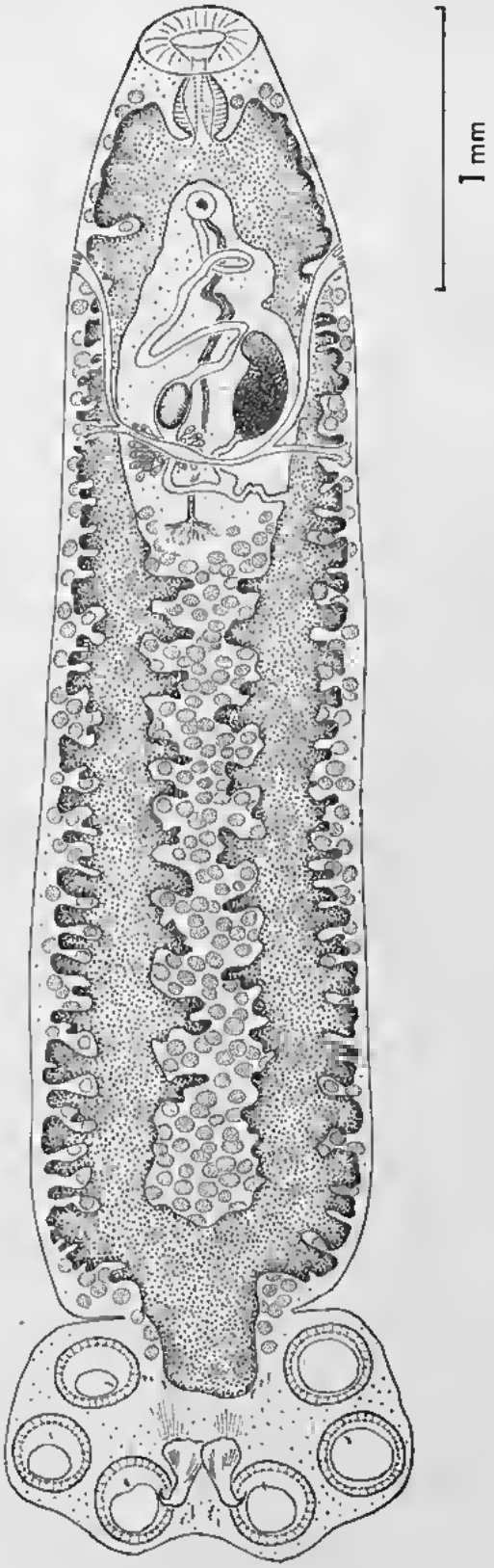


FIGURE 22
Polystoma gallieni Price, 1938
Vue ventrale.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

CYCLES BIOLOGIQUES

A. — *GÉNÉRALITÉS*

La plupart des données relatives au cycle des *Polystomatidae* se rapportent à l'espèce *Polystoma integerrimum*.

Bychowsky (1958) ayant synthétisé les connaissances acquises sur cette espèce, nous nous bornerons à rappeler quelques étapes essentielles.

1° Zeller (1872, 1876) décrit le processus d'infestation : la larve du Polystome se fixe sur les branchies du têtard, mais ne s'y nourrit pas; à la métamorphose, elle émigre dans la vessie, s'y nourrit de sang, s'accroît et devient adulte à la puberté de la grenouille. Si la larve se fixe sur un têtard très jeune, elle se nourrit sur les branchies et se développe immédiatement en une forme ovigère. Cette forme, différente de l'adulte, n'émigre pas dans la vessie.

2° Gallien (1932 *a* et *b*, 1933, 1934, 1935) reprend de manière expérimentale la totalité du problème et confirme en partie les travaux de Zeller. Gallien démontre expérimentalement que les larves issues des œufs pondus par les Polystomes de vessie sont effectivement capables, en présence de conditions trophiques définies liées à l'âge des têtards, d'évoluer suivant deux directions bien différentes : ou bien la larve subit très peu de changements et donne ultérieurement un adulte, ou bien elle évolue sur les branchies elles-mêmes du têtard en une forme ovigère que Gallien appelle néoténique. C'est l'absorption de sang dans les heures qui suivent la fixation qui entraîne ce développement en forme néoténique. Gallien étudie, en outre, le cycle sexuel annuel des Polystomes, ses rapports avec le cycle de l'hôte et distingue les potentialités ontogéniques des larves issues des œufs des adultes (qu'il nomme larves gyrodactyloïdes I) et des larves issues des œufs des néoténiques (qu'il nomme larves gyrodactyloïdes II); il démontre que ces dernières ne peuvent pas donner de nouveaux néoténiques. Enfin, Gallien situe le cas des Polystomes dans les problèmes de morphogénèse que pose le règne animal.

3° Bychowsky (1958) se livre à une intéressante comparaison entre le déroulement du cycle observé par Gallien en France et celui observé par lui-même en U.R.S.S. Il observe des décalages dans les phases successives du cycle annuel.

4° Savage (1950) d'après des statistiques d'infestation des têtards dans la région de Londres, pense qu'il y a deux périodes d'éclosion de gyrodactyloïdes I : une première période correspondant aux œufs pondus par les Polystomes des grenouilles mâles, venues à l'eau avant les femelles; une deuxième période correspondant aux œufs pondus par les Polystomes des grenouilles femelles. Les gyrodactyloïdes I de la première période donneraient des néoténiques, les autres des larves à croissance lente.

D'autres chercheurs (Miretski, 1951; Williams, 1961; Gorshkov, 1964) ont apporté des précisions sur la biologie de *P. integerrimum*, mais sans étudier le cycle dans son ensemble.

Il faut ajouter qu'on connaît également, mais de manière beaucoup moins complète, le cycle biologique d'autres *Polystomatidae* :

— dans le genre *Polystoma*, on sait qu'il existe une forme néoténique chez *P. nearcticum*, d'après les travaux de Paul (1938), chez *P. pelobatis* et *P. gallieni* d'après nos propres recherches (1966, 1967);

— les cycles de *Diplorchis ranae*, *Polystomoides oris* et *Protopolystoma xenopi*, d'après les travaux respectifs de Ozaki (1935), Paul (1938), Thurston (1964), ne semblent pas comporter de phase néoténique.

Source : MNHN, Paris

B. — *DESCRIPTION DES STADES LARVAIRES*

1. STADES LARVAIRES DE *POLYSTOMA INTEGERRIMUM*

Larve gyrodactyloïde nageante (fig. 23, 1 *a* - 1 *d*).

MORPHOLOGIE ET ANATOMIE GÉNÉRALES :

La larve de *P. integerrimum* est la seule de nos trois espèces connue à ce jour (ZELLER, 1872; HALKIN, 1912; GALLIEN, 1935; BYCHOWSKY, 1958; WILLIAMS, 1960 *b*); encore l'est-elle de manière incomplète, car les auteurs n'ont pas utilisé de technique permettant l'étude de la topographie des sensilles, topographie sur laquelle nous nous sommes déjà penchés à propos des cercaires de *Digenea*.

Nous n'avons relevé aucune différence morphologique ou anatomique entre les larves gyrodactyloïdes I et les larves gyrodactyloïdes II (voir GALLIEN, 1935).

Le corps est très déformable, allongé (300 sur 90 µ en moyenne), aplati dorso-ventralement, prolongé par un hapteur à concavité ventrale portant huit paires de crochets. Il existe deux paires d'ocelles dorsaux au quart antérieur du corps. La cuticule est interrompue par de grosses cellules ciliées disposées en ceintures régulières.

La bouche, antérieure, sub-terminale, ventrale, donne accès à un pharynx sphérique et à un tube digestif sacciforme. Deux groupes de glandes céphaliques débouchent à l'extrémité antérieure du corps. L'appareil excréteur est du type protonéphridien.

ARMATURE DU HAPTEUR :

Le hapteur ne porte pas de ventouse, mais 16 crochets larvaires, du type « à conducteur », plus l'ébauche de deux hamuli.

Les crochets larvaires ont les dimensions suivantes (d'après 50 larves gyrodactyloïdes I provenant de lots variés) :

— crochets postérieurs	28-29 µ
— crochets postéro-latéraux	22-23 µ
— crochets latéraux des paires nos 1 à 5	22-23 µ
— crochets latéraux de la paire no 6	25-26 µ

Les hamuli ne sont encore que deux petites griffes, mesurant 8 à 10 µ.

Nous n'avons relevé aucune différence morphologique ou anatomique entre les larves gyrodactyloïdes I et II en ce qui concerne ces crochets.

CELLULES CILIÉES (fig. 23, 1 *a*-1 *b*) :

Le corps porte des cellules ciliées, parfaitement individualisées, en nombre constant et disposées en ceintures régulières.

Ces cellules sont présentes sur la face dorsale et la face ventrale de la larve. Nous proposons de les classer en cinq groupes :

A. Groupe apical : une seule cellule, médiane et impaire;
B. Groupe céphalique : 2 × 12 cellules, dorsales et ventrales;
C. Groupe médio-antérieur : 2 × 3 cellules, toutes dorsales;
D. Groupe médio-postérieur : 2 × 6 cellules, dorsales et ventrales;
E. Groupe haptorial : 2 × 6 cellules, toutes dorsales.
Soit au total 55 cellules.

TOPOGRAPHIE DES SENSILLES (fig. 23, 1 *c*-1 *d*) :

La méthode de GINETSINSKAYA et DOBROVOLSKI (1963) permet l'étude des sensilles aussi bien chez les larves de Monogènes que chez celles des Digènes. Elle donne des résultats nets et constants. Les sensilles apparaissent comme de fines soies insérées chacune au centre d'un bouton cuticulaire en relief, certains de ces boutons étant d'une taille supérieure à celle des autres.

Les sensilles n'ayant jamais reçu un début d'étude ni de chaetotaxie chez les Monogènes, nous proposons un système de groupage basé sur les structures constantes que nous avons observées. Il va de soi que ce groupage n'a pour l'instant qu'un but descriptif pratique; lorsque d'autres larves de Monogènes seront connues et si la topographie de ces sensilles se révèle d'intérêt phylétique, il conviendra de reprendre le problème sur la base de données plus générales.

Source : MNHN, Paris

Nous distinguons :

a. Face dorsale :

— groupe interoculaire de 2 × 6 sensilles, dont 2 × 3 sont nettement plus grosses que les autres ;
— groupe paraoculaire de 2 × 4 sensilles ;
— groupe dorsolatéral de 2 × 3 sensilles ;
— groupe dorsohaptorial de 2 × 2 sensilles ;

b. Face ventrale :

— groupe péribuccal de *n* sensilles, l'ensemble dessinant la lettre H, et la barre horizontale du H étant située juste au-dessus de la bouche ; il y a deux sensilles plus grosses que les autres dans la barre du H. Quelques sensilles de ce groupe débordent sur la face dorsale ;
— groupe antéro-latéral de 2 × 2 sensilles ;
— groupe médian de 2 × 3 sensilles, dessinant à elles six un rectangle parfait sur le milieu de la face ventrale ;
— groupe postérolatéral de 2 × 2 sensilles ;
— groupe haptorial de 2 × 4 sensilles.

La figure 23 montre les sensilles réunies par des traits à l'intérieur des groupes. Cette disposition « en constellations », comme dans le cas des cercaires de Digènes, est d'un intérêt purement pragmatique. La planche 4 (en bas) montre le groupe interoculaire à un grossissement de 2.000. On voit la forme « en anneau » des boutons cuticulaires et les différences de taille entre ces boutons. Nous avons groupé côte à côte les photographies d'une cercaire de Digène et d'une larve gyrodactyloïde de Monogène, pour montrer qu'il existe une certaine similitude d'aspect.

Larve à croissance lente.

On désigne sous ce nom (« slowly growing larvae ») les larves qui, sans évoluer en néoténiques, subissent de très faibles transformations sur les branchies du têtard et émigrent au moment de la métamorphose dans la vessie du jeune Amphibien.

Les transformations en question concernent :

— les cellules ciliées, qui disparaissent dans les heures qui suivent la fixation,
— les hamuli qui s'accroissent lentement et parviennent à mesurer au moment de la migration 50 à 55 µ,
— l'apparition, également très lente, de ventouses autour des crochets latéraux de la paire n° 1 (aussitôt après la migration, les autres ventouses apparaîtront autour des crochets latéraux des paires n° 2 et n° 3),
— le changement d'aspect des glandes céphaliques qui deviennent très réfringentes.

La croissance des hamuli et des ventouses n'est perceptible que sur des larves âgées, fixées depuis plusieurs semaines sur les têtards.

Larve néoténique (fig. 24 et 25 A).

La larve gyrodactyloïde peut évoluer en une forme ovigère parasite des branchies du têtard, appelée forme néoténique. Celle-ci est connue par les travaux déjà cités de Zeller, Gallien et Williams, et nous nous limitons à un rappel de ses principaux caractères. La figure 24 indique les éléments principaux de la morphologie et de l'anatomie du néoténique. Le schéma est valable pour les néoténiques de nos trois espèces.

Morphologie :

Petite taille (au plus 3,2 sur 1,0 mm). Aspect général trapu. L'animal est toujours fortement gonflé par le sang absorbé, qui lui donne, en outre, une couleur sombre.

Le corps, peu aplati, est effilé vers l'avant. En arrière, le hapteur à six ventouses est peu distinct du reste du corps, au point que les ventouses paraissent parfois insérées directement sur celui-ci. Chaque ventouse mesure 120 à 160 µ de diamètre. Les crochets sont identiques à ceux de la larve nageante, mais les crochets latéraux des paires 1, 2 et 3 sont devenus intraventousaires. Les hamuli ont légèrement grossi (15 à 25 µ).

La bouche est antérieure, sub-terminale ventrale. Le pore génital s'ouvre ventralement au tiers antérieur du corps. Il n'y a pas d'ouverture vaginale.

Les ocelles restent présents sans changement.

Anatomie :

Appareil digestif :

Il comprend bouche, pharynx, œsophage, canal bucco-intestinal, deux branches intestinales latérales réunies par deux (rarement 3 ou 4) anatomoses.

Source : MNHN, Paris

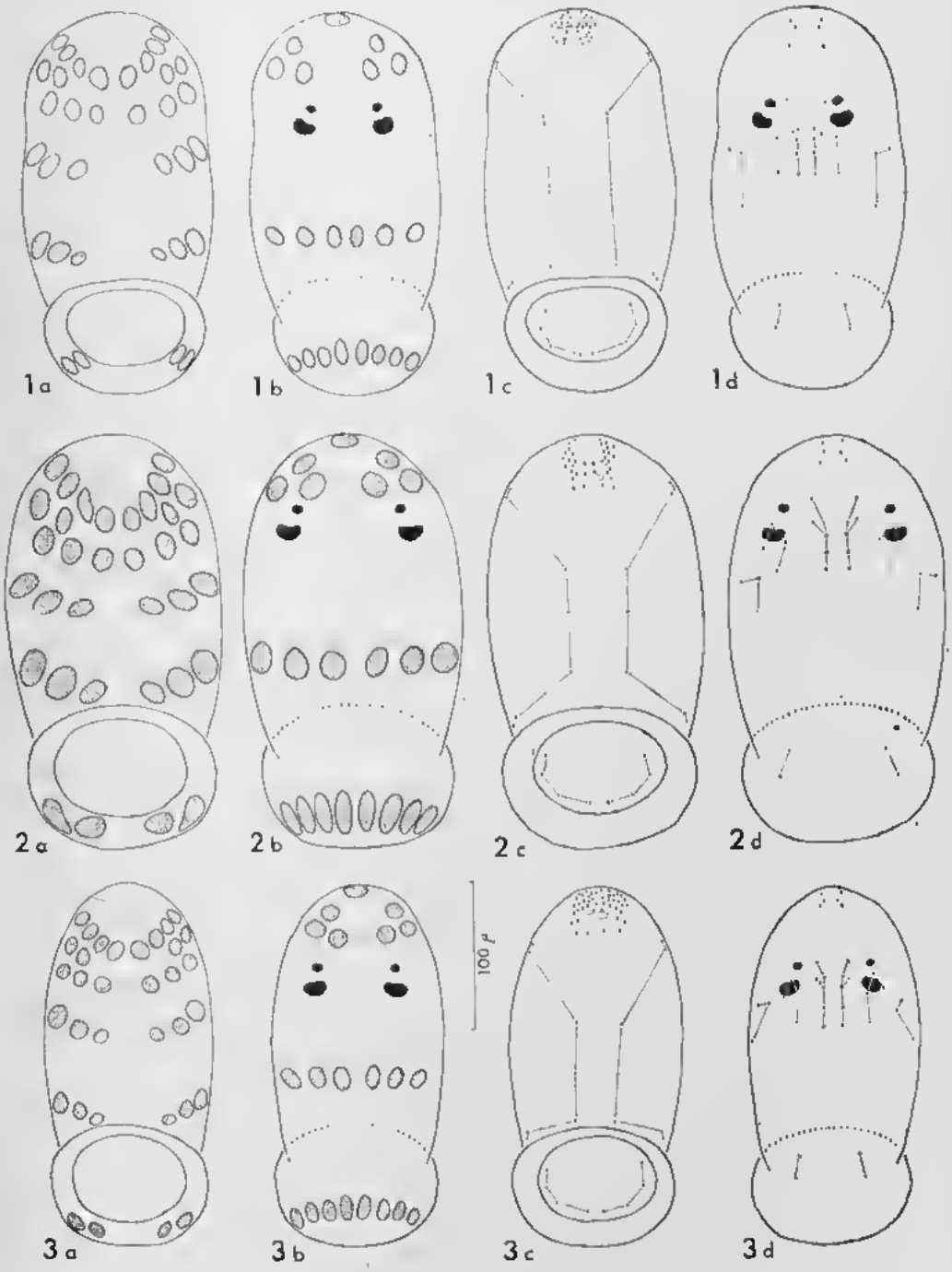


FIGURE 23

Larves gyrodactyloïdes nageantes de Polystomes :

1. *P. integerrimum*;
2. *P. pelobatis*;
3. *P. gallieni*.

Pour chaque espèce :

a. Cellules ciliées de la face ventrale;
b. Cellules ciliées de la face dorsale;
c. Sensilles de la face ventrale;
d. Sensilles de la face dorsale.

Source : MNHN, Paris

Cet appareil digestif prend une place énorme dans l'animal, au point qu'il a été qualifié de sacciforme, les régions comprises entre les anastomoses étant alors considérées comme de simples travées de parenchyme.

L'épithélium digestif est bourré de granules noirâtres, tandis que la lumière du tube digestif contient de grands cristaux allongés, signalés par Zeller (1872), Gallien (1935) et Williams (1961). Nous avons nous-mêmes rencontré ces cristaux, aussi bien chez les néoténiques obtenus expérimentalement que chez les rares exemplaires recueillis dans la nature.

Appareil génital femelle :

L'ovaire, situé au tiers antérieur du corps, est allongé et de section transversale circulaire.

L'oviducte prend naissance à la partie postérieure de l'ovaire et aboutit à l'ootype. Sur son trajet, il reçoit un vitelloducte impair et entre en rapport avec l'une des branches intestinales par un canal génito-intestinal.

Nous avons noté que le canal génito-intestinal du néoténique renferme toujours des faisceaux de spermatozoïdes dans la région voisine de l'oviducte; il pourrait donc jouer le rôle d'un réceptacle séminal, car il existe des épaississements ressemblant à des sphincters à sa jonction avec l'oviducte et à sa jonction avec la branche digestive. Les régions épaissies se voient également chez l'adulte, mais le canal génito-intestinal n'y renferme pas de spermatozoïdes.

Les vitellogènes comprennent de nombreux follicules situés dans les espaces laissés libres par l'appareil digestif, à l'exception de la région ovarienne. Des vitelloductes longitudinaux puis des vitelloductes transverses conduisent les cellules vitellines au vitelloducte impair.

Comme chez l'adulte, les glandes de Mehlis forment deux groupes (proximal et distal) dont les canalicules débouchent à la base de l'ootype.

L'utérus, très court, contient au maximum deux œufs; il va de l'ootype à l'atrium génital. L'œuf mesure 180 sur 100 µ.

L'atrium génital s'ouvre au pore génital.

Appareil génital mâle :

Le testicule, ventral et post-ovarien, est en forme d'ampoule, donc non divisé en cystes.

Le canal déférent aboutit à l'atrium génital, au centre d'un bulbe copulateur à faible musculature muni de huit petites épines, mesurant chacune 15 µ.

Il n'existe pas de relation directe entre l'appareil génital femelle et l'appareil génital mâle.

Appareil excréteur :

Sur les coupes sériées, les sections des canalicules excréteurs sont en position latéro-ventrale. Au niveau de la partie moyenne de l'ovaire, il se forme de chaque côté du corps un canal collecteur qui se dirige vers l'avant; ce canal, pourvu d'une fine musculature, devient progressivement latéro-dorsal et se jette dans une ampoule dilatée, exactement au niveau de la bifurcation intestinale. L'ampoule s'ouvre à l'extérieur par un pore latéro-dorsal.

L'ensemble de l'appareil excréteur n'est donc pas morphologiquement différent de celui du Polystome adulte.

2. STADES LARVAIRES DE *POLYSTOMA PELOBATIS*

Larve gyrodactyloïde nageante (fig. 23, 2 *a*-2 *d*).

Il n'existe aucune différence profonde entre la larve de *P. pelobatis* et celle de *P. integerrimum*. Les crochets larvaires montrent cependant des longueurs un peu supérieures (d'après 50 larves provenant de lots variés) :

— crochets postérieurs	36-37 µ
— crochets postéro-latéraux	28-29 µ
— crochets latéraux des paires n^{os} 1 à 5	28-29 µ
— crochets latéraux de la paire n° 6	32-33 µ

Les hamuli restent très réduits (8-10 µ).

Cette larve de *P. pelobatis* étant inconnue à ce jour, nous donnons un schéma complet de la disposition des cellules ciliées et des sensilles. On remarquera que ces cellules ciliées sont un peu plus grosses que chez *P. integerrimum*; ce caractère, bien que peu apparent, est constant. Il est intéressant de noter la disposition quasi-identique des sensilles.

Larve à croissance lente.

Les mêmes différences que précédemment séparent la larve à croissance lente de la larve gyrodactyloïde nageante chez cette espèce.

Source : MNHN, Paris

Larve néoténique (fig. 24 et 25 B).

Nous avons démontré par l'expérience et l'observation dans la nature l'existence courante d'une forme néoténique chez cette espèce, forme déjà entrevue par GALLIEN (1938). L'intérêt de cette nouvelle forme néoténique nous autorise à en donner une description détaillée.

MORPHOLOGIE :

Les néoténiques de *P. pelobatis* possèdent une taille nettement supérieure à celle des néoténiques de *P. integerrimum*. Par étirement extrême du corps, ils atteignent sur le vivant une longueur de 15 mm. D'après les préparations *in toto* et les exemplaires fixés au Bouin aqueux par agitation, la longueur des néo-

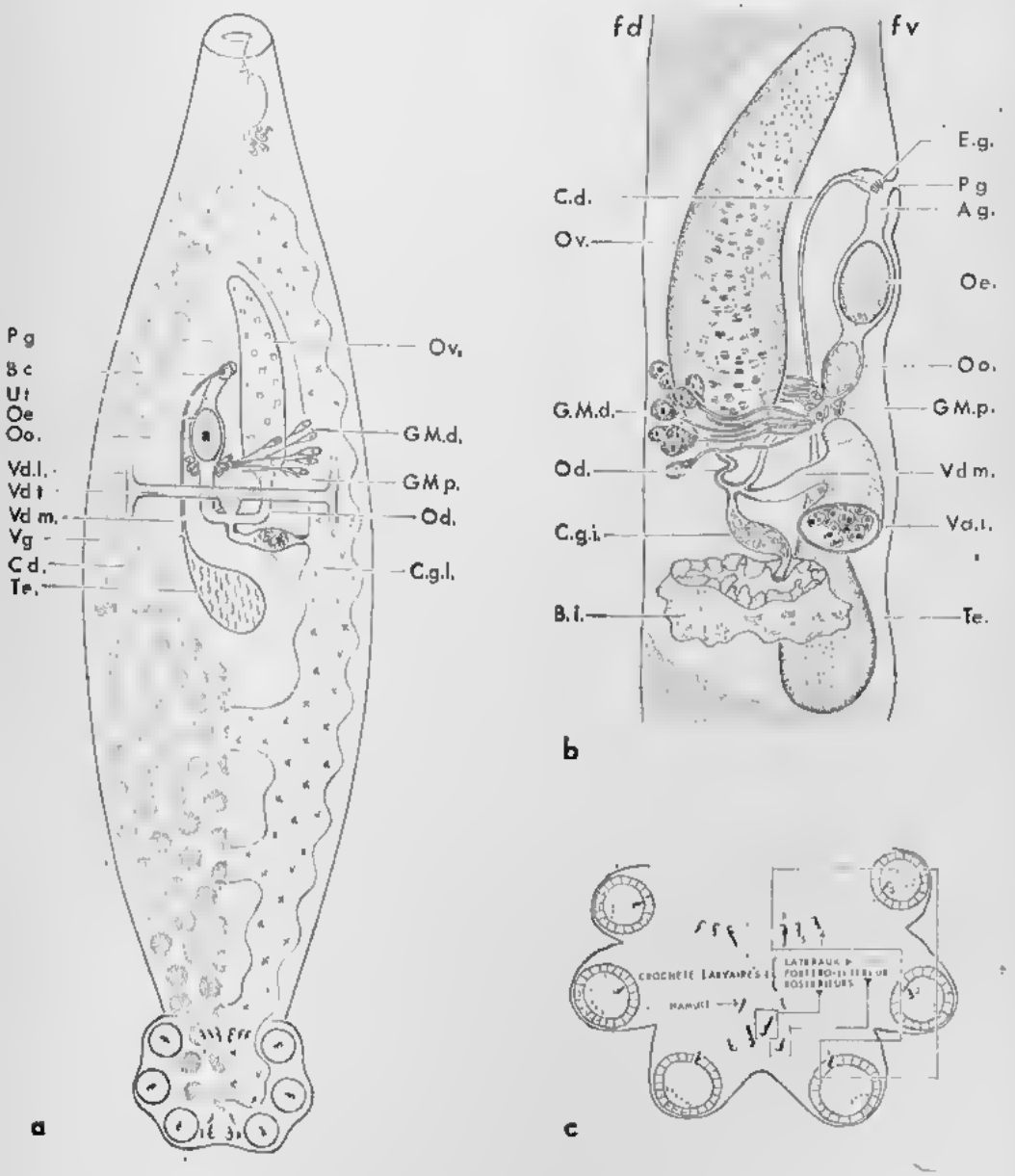


FIGURE 24

Anatomie de la forme néoténique chez les Polystomes :

a. Anatomie générale (d'après COMBES, 1967 *b*);
b. Appareil reproducteur vu de profil (d'après COMBES, 1966 *a*);
c. Dispositif des crochets larvaires et des ébauches d'hamuli sur le hapteur.

Abréviations : voir page 12

Source : MNHN, Paris

téniques ovigères varie de 4,0 à 6,2 mm et leur largeur de 0,7 à 1,0 mm. Leur épaisseur, mesurée sur coupes sériées pour des exemplaires fixés par agitation, ne dépasse pas 0,4 mm.

Le corps est aplati, effilé vers l'avant, pourvu en arrière d'un haptoir à 6 ventouses. Sa couleur, suivant le volume du sang ingéré, varie de l'ocre clair au rouge brun.

A l'extrémité antérieure et ventralement s'ouvre la bouche. Ventralement encore, mais au tiers antérieur de la longueur totale du corps, s'observe le pore génital, en arrière duquel la présence d'un ou de deux œufs détermine un renflement très visible. Il n'y a pas d'ouverture vaginale.

La face dorsale porte dans la région tout à fait antérieure les deux paires d'yeux que l'on observe déjà sur la larve gyrodactyloïde. De même persistent les sensilles, présentes en particulier dans la région péri-orale et la région dorsale.

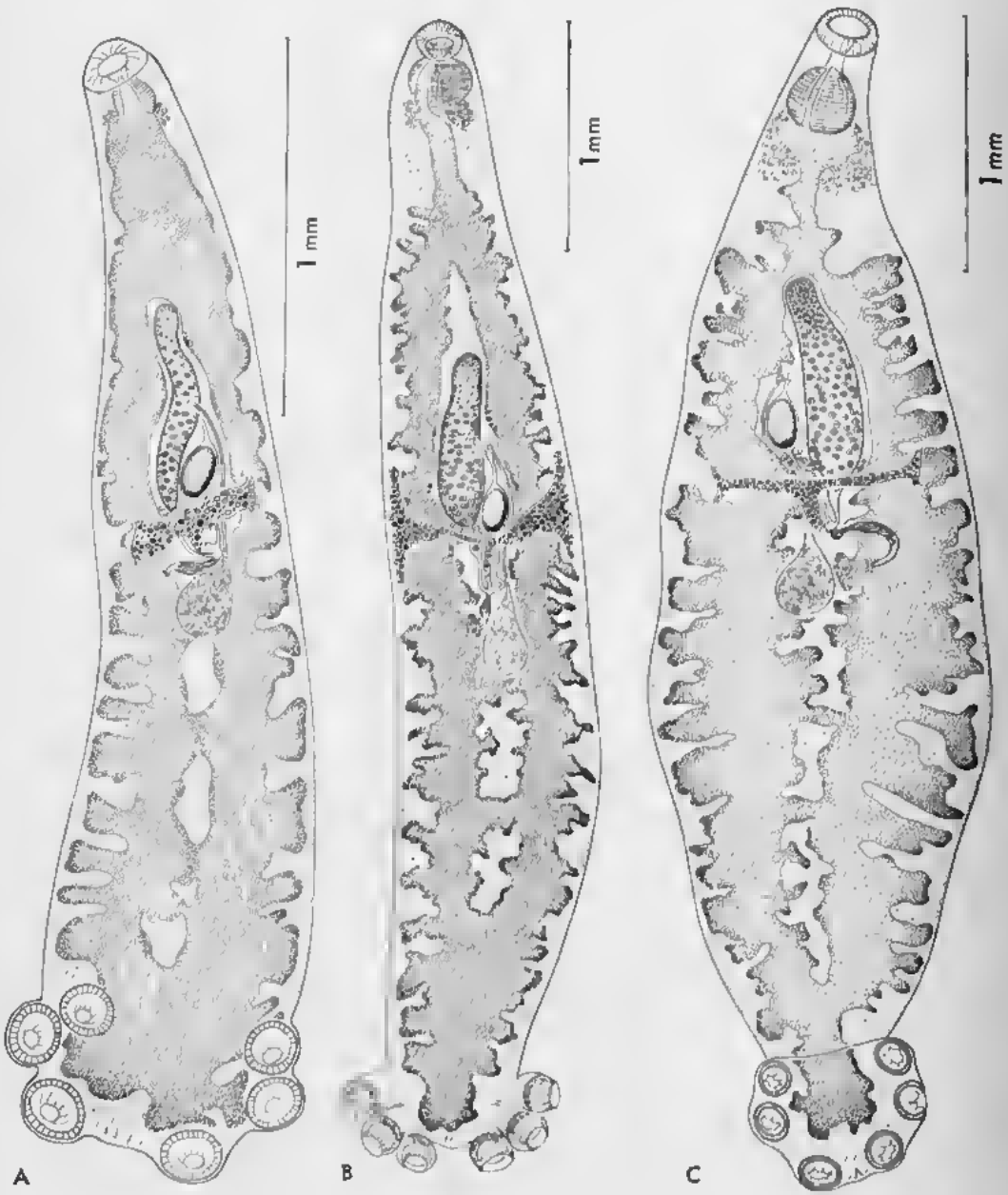


FIGURE 25

Néoténiques de :

A. *Polystoma integerrimum* ;
B. *Polystoma pelobatis* ;
C. *Polystoma gallieni*.

Vues ventrales.

Source : MNHN, Paris

Le hapteur est moins distinct du reste du corps que chez les Polystomes adultes ; il n'en est pas moins parfaitement individualisé, comme en témoignent l'observation sur le vivant et les coupes sagittales. Il porte trois paires de ventouses, apparues successivement d'arrière en avant, mais dont le diamètre est identique (170 μ) chez les individus parfaitement mûrs. Chacune de ces ventouses est portée par un pédoncule dont l'étirement sur le vivant atteint cinq fois le diamètre de la ventouse, donnant un aspect irrégulièrement étoilé à l'ensemble du hapteur.

L'étirement de chacun des pédoncules ventousaires est indépendant de celui de ses voisins.

Le hapteur porte huit paires de petits crochets, identiques à ceux de la larve nageante.

Les hamuli conservent une taille réduite (31 μ de longueur) et sont formés d'une simple griffe recourbée ; on ne peut y distinguer les différentes parties classiques d'un hamuli ; en particulier, ils n'acquièrent jamais une garde. Chez les individus âgés (2 à 3 mois), ces crochets persistent, mais sans avoir dépassé la taille qu'ils avaient à l'âge de un mois.

ANATOMIE (fig. 26) :

Appareil digestif :

Il comprend la bouche, le pharyux, l'œsophage, un canal bucco-intestinal, deux branches intestinales latérales réunies par des anastomoses.

La bouche s'ouvre au centre d'un entonnoir musculeux de 200 à 230 μ de diamètre. Elle est en position sub-terminale ventrale.

Immédiatement en arrière se trouve le pharynx, sphérique, mesurant en moyenne 250 μ de diamètre. Des glandes unicellulaires volumineuses débouchent dans le tube digestif exactement au niveau du bord postérieur du pharynx.

L'œsophage mesure 400 μ de longueur sur 60 μ de diamètre.

Dans la brève cavité buccale prend naissance ventralement le canal bucco-intestinal. Il est parfaitement visible, aussi bien sur les préparations *in toto* que sur les coupes sériées. Nous avons noté que sur sa moitié antérieure, il est bordé par un épithélium aplati, n'ayant son équivalent nulle part ailleurs dans l'appareil digestif, tandis que sa moitié postérieure montre des cellules hautes et irrégulières, pigmentées en noir, semblables à celles qui limitent l'œsophage et les branches intestinales. Sur les individus montés *in toto* et aplatis qui ont, au moment de la fixation, régurgité une partie de leur contenu digestif, on peut remarquer que celui-ci a pris le chemin du canal bucco-intestinal et non celui du pharynx. Ceci est d'ailleurs valable aussi bien pour les adultes que pour les néoténiques et a été noté par BOVET (1967) chez *Diplozoon paradoxum*.

Les branches intestinales cheminent à droite et à gauche du corps, émettant latéralement, sur toute leur longueur, de nombreux caecums aveugles et non ramifiés. Dans la moitié postérieure de l'animal, elles sont réunies par une ou plus généralement deux anastomoses transverses (respectivement chez 40 % et 60 % de nos exemplaires), auxquelles il faut ajouter une grande anastomose postérieure qui se prolonge dans le hapteur. Cette disposition nous paraît constante : sur 40 exemplaires, aucun ne montre trois anastomoses transverses, ni une disposition en réseau.

L'appareil digestif n'est jamais développé au point d'apparaître sacciforme.

Comme nous l'avons dit plus haut, les cellules épithéliales du tube digestif, à l'exception de celles du pharynx et de la partie antérieure du canal bucco-intestinal, présentent un pigment noirâtre. Ce pigment apparaît dès les premières journées de la fixation du jeune néoténique sur les branchies du têtard.

Nous n'avons jamais observé, chez les néoténiques de *P. pelobatis*, les cristaux allongés signalés chez les néoténiques de *P. integerrimum*.

Appareil génital femelle :

L'ovaire, sub-cylindrique, très allongé (770 sur 210 μ en moyenne), presque médian, prend place entre les branches intestinales, un peu en avant de la mi-longueur du corps ; sa région antérieure est inclinée vers la face ventrale, mais la majeure partie de l'ovaire est dorsale (fig. 26 *a* et *b*). Il est légèrement renflé dans sa région postérieure, où les ovocytes sont les plus gros, mais la région antérieure, où se fait la multiplication des ovogonies, n'est pas morphologiquement très distincte, comme c'est le cas chez les Polystomes de vessie.

L'oviducte forme une courte boucle en arrière de l'ovaire, reçoit un vitelloducte impair médian, forme un nouveau coude vers l'avant, reçoit les conduits des glandes de Mehlis et aboutit à l'ootype. Juste avant le carrefour du vitelloducte, l'oviducte entre en communication avec l'appareil digestif par l'intermédiaire du canal génito-intestinal.

L'appareil vitellin est constitué par de très nombreux follicules qui s'étendent depuis le niveau du milieu de l'œsophage jusqu'à l'intérieur même du hapteur. Ils sont absents toutefois dans la région qui entoure l'ovaire et les carrefours génitaux ; partout ailleurs, ils se développent dans les espaces libres, aussi bien ventralement que dorsalement, aussi bien entre les anastomoses de l'appareil digestif que latéralement. De chaque côté du corps, extérieurement aux branches intestinales, circule un vitelloducte longitudinal, très irrégulier et difficile à suivre, même sur les coupes sériées. Au niveau du bord postérieur de l'ovaire, il se forme deux vitelloductes transverses, ordinairement bourrés de cellules vitellines, qui se réunissent en un vitelloducte médian, mesurant 200 μ de longueur environ (fig. 26 *c* et *d*).

Source : MNHN, Paris

Les glandes de Mehlis, comme chez l'adulte, comprennent des glandes proximales, à canal court, situées tout contre l'ootype et des glandes distales, à canal long et flexueux, dont les corps cellulaires prennent place de part et d'autre de la base de l'ovaire. Les canalicules aboutissent à la base de l'ootype où se voit généralement un œuf en formation.

L'utérus va de l'ootype à l'atrium génital : il renferme un ou deux œufs bien formés, indépendamment de l'œuf éventuellement en formation dans l'ootype. Bien qu'infiniment plus court que celui de l'adulte normal, l'utérus du néoténique ne nous paraît pas négligeable, puisque sa longueur atteint 250 µ et que la présence de deux œufs est fréquente. Son épithélium est mince, non glandulaire, d'aspect identique aux coupe histologique à celui des Polystomes de vessie. L'utérus aboutit à l'atrium génital qui s'ouvre lui-même à l'extérieur par un pore médio-ventral. L'œuf mesure 180 sur 100 µ.

Le canal génito-intestinal prend naissance sur l'oviducte juste avant le carrefour du vitelloducte médian, donc dans la région dorsale du néoténique; il se dirige rapidement vers la face ventrale, forme un coude en direction de la branche intestinale (droite ou gauche) et se jette dans celle-ci (fig. 26 *e* et *f*). Nous avons noté, d'après l'observation de douze individus débités en coupes sériées, que ce canal génito-intestinal, comme chez le néoténique du *P. integerrimum*, est dilaté dans sa partie médiane, tandis que les extrémités sont rétrécies par des régions épaissies qui présentent l'apparence de sphincters. Sur tous nos sujets, la région dilatée est bourrée de spermatozoïdes. Nous avons déjà suggéré que cet organe pourrait jouer chez le néoténique (qui est dépourvu de vagin) le rôle d'un réceptacle séminal. Les spermatozoïdes, sur la provenance desquels on peut s'interroger, viendraient, soit après l'accouplement, soit après autofécondation, s'accumuler dans le canal génito-intestinal; ils y forment des faisceaux ordonnés et ne paraissent guère en cours d'élimination, à l'inverse des cellules vitellines que l'on observe parfois à côté d'eux. Rappelons que chez les Polystomes adultes, les spermatozoïdes, après l'accouplement ou l'autofécondation, s'accumulent dans les conduits vaginaux.

Appareil génital mâle :

Le testicule, en forme d'ampoule allongée, de section transversale sub-cylindrique (fig. 26) *f*, non divisé en cystes multiples, s'étend ventralement depuis le niveau de l'oviducte jusqu'au niveau de la première anastomose digestive. Il mesure environ 400 µ de longueur sur 200 µ de largeur.

Le canal déférent le prolonge vers l'avant en direction de l'atrium génital où il se jette après un parcours de 500 à 700 µ. Son diamètre est égal à 15 à 20 µ. Il est bordé de cellules sub-quadrangulaires et, surtout au voisinage de l'atrium, sa lumière est très réduite (fig. 26 *b*). Celle-ci contient des spermatozoïdes; le canal déférent est indiscutablement fonctionnel.

La musculature du bulbe copulateur paraît peu développée, mais les huit épines classiques paraissent — elles aussi — parfaitement fonctionnelles. Chacune d'entre elles mesure 30 µ de longueur (fig. 26 *a*).

A aucun moment, cet appareil génital mâle ne prend de relation interne avec l'appareil génital femelle. Le canal génito-intestinal bourré de spermatozoïdes passe tout contre le testicule, mais il n'y a aucune communication à ce niveau. Notre matériel, vu sa grande taille, se prête très bien à cette observation.

Appareil excréteur :

Les canalicules excréteurs se jettent dans deux canaux collecteurs latéraux qui alimentent chacun une vésicule pulsatile antérieure qui s'ouvre à l'extérieur par un pore latéro-dorsal.

3. STADES LARVAIRES DE *POLYSTOMA GALLIENI*

Larve gyrodactyloïde nageante (fig. 23, 3 *a* - 3 *d*).

La larve de *P. gallieni*, inconnue à ce jour, est morphologiquement et anatomiquement très voisine de celles des deux espèces précédentes.

Toutefois, les crochets larvaires sont plus longs que chez les larves de *P. integerrimum* et *P. pelobatis* : d'après 50 larves provenant de lots variés, leurs longueurs sont les suivantes :

— crochets postérieurs	36-45 µ
— crochets postéro-latéraux	23-24 µ
— crochets latéraux des paires nos 1 à 5	23-24 µ
— crochets latéraux de la paire no 6	33-41 µ

Les hamuli mesurent de 10 à 22 µ.

Nous n'avons relevé aucune différence morphologique ou anatomique entre les larves gyrodactyloïdes I et II.

Larve à croissance lente.

Les mêmes différences que chez les espèces précédentes séparent la larve à croissance lente de la larve gyrodactyloïde nageante chez *P. gallieni*.

Source : MNHN, Paris

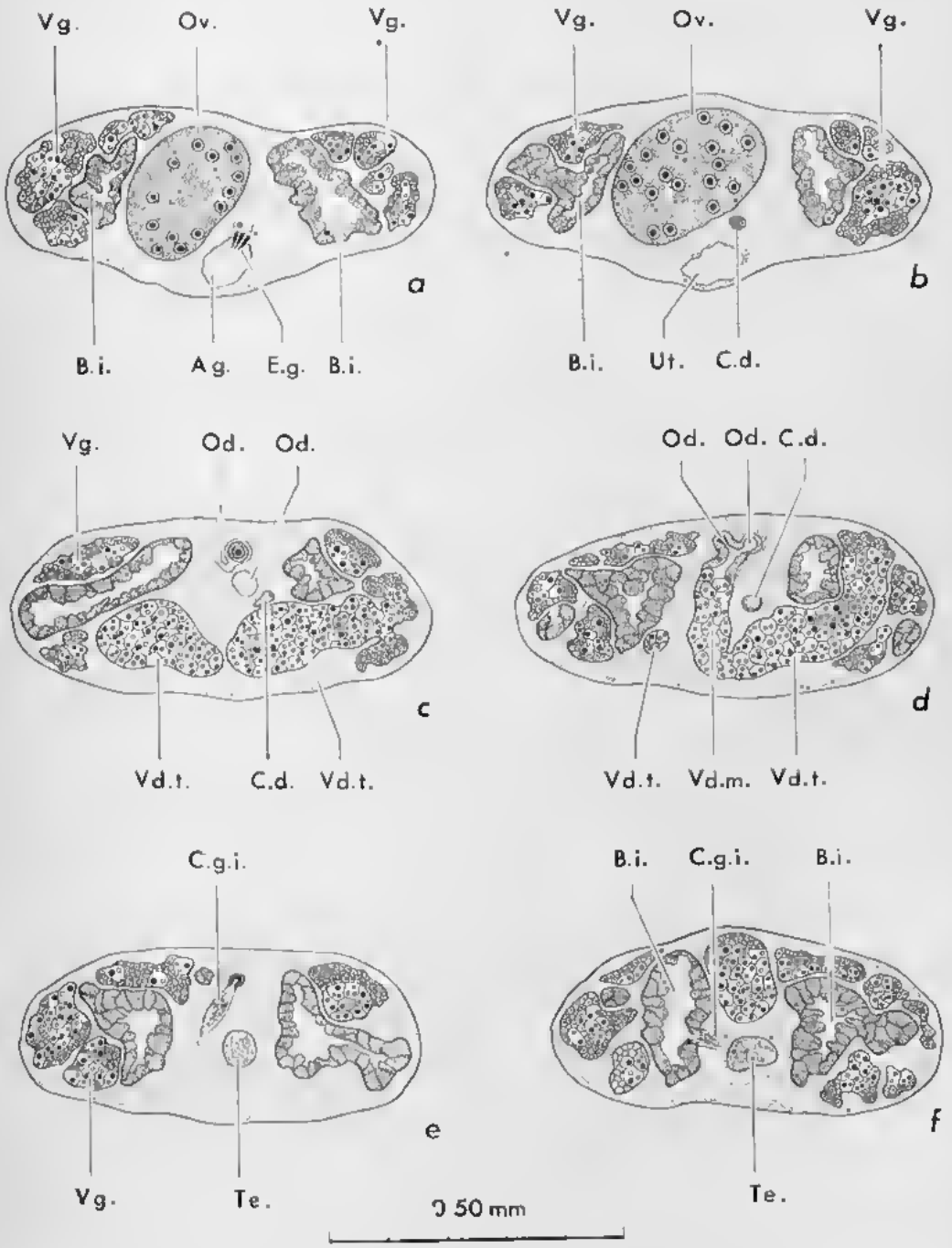


FIGURE 26

Néoténique de *Polystoma pelobatis*, âgé de 82 jours. Coupes transversales à différents niveaux (d'après COMBES, 1966 *a*) :

a. Niveau de l'atrium génital;
b. Niveau de l'utérus et du canal déférent;
c. Niveau des vitelloductes transverses;
d. Niveau du carrefour oviducte-vitelloducte médian;
e. Niveau du carrefour oviducte-canal génito-intestinal;
f. Niveau du testicule et de la jonction du canal génito-intestinal avec le tube digestif.

Abréviations : voir page 12

Source : MNHN, Paris

Larve néoténique (fig. 24 et 25 C).

Nous avons démontré par l'expérience et l'observation dans la nature l'existence d'une forme néoténique chez cette espèce. C'est la première fois qu'une telle forme est découverte chez une espèce du genre *Polystoma* franchement différente de *P. integerrimum*. Il ne faut pas oublier, en effet, que *P. nearcticum* et *P. pelobatis*, initialement décrits comme sous-espèces de *P. integerrimum*, forment avec celui-ci un groupe morphologiquement homogène. *P. gallieni* par contre, ainsi que nous l'avons souligné dans la description, est une espèce tout à fait distincte.

C'est pourquoi nous donnons de cette espèce sous sa forme néoténique, une description détaillée.

Morphologie :

Les néoténiques de *P. gallieni*, très déformables, atteignent sur le vivant une longueur de 11,0 mm. D'après les exemplaires fixés au Bouin aqueux par agitation, la longueur des individus mûrs varie de 4,4 à 4,7 mm, leur largeur maximum de 1,2 à 1,7 mm, leur épaisseur de 0,3 à 0,4 mm.

Le corps est effilé à l'extrémité antérieure. L'extrémité postérieure est également rétrécie, mais se prolonge par le hapteur à six ventouses. La bouche est antérieure, subterminale ventrale. Le pore génital s'ouvre ventralement au niveau du tiers antérieur. La face dorsale porte deux paires de taches oculaires au voisinage immédiat de l'extrémité antérieure.

Le hapteur se présente comme une rosette presque circulaire, formée par les six ventouses, qui en occupent presque toute la superficie. Les ventouses s'ouvrent ventralement. Chacune mesure 115 µ de diamètre. Contrairement à ce que nous avons observé chez les néoténiques de *P. pelobatis*, on peut à peine parler ici de pédoncules ventousaires, les ventouses étant étroitement serrées sur le hapteur, même chez l'animal vivant.

Le hapteur porte les huit paires de petits crochets d'origine larvaire, dont les dimensions restent inchangées et une paire d'hamuli dont la croissance est réduite (25 à 30 µ).

Anatomie :

Appareil digestif :

On peut distinguer la bouche, le pharynx, l'œsophage, le canal bucco-intestinal, et les branches intestinales.

La bouche s'ouvre au centre d'un entonnoir musculeux de 230 µ de diamètre.

Le pharynx mesure 290 µ de diamètre. Au niveau de son bord postérieur se trouvent de nombreuses glandes unicellulaires.

L'œsophage mesure en moyenne 510 µ de longueur pour un diamètre de 110 µ.

Le canal bucco-intestinal est présent; il relie la cavité buccale à l'œsophage en passant au-dessous du pharynx et possède les caractéristiques que nous avons notées chez les néoténiques de *P. pelobatis*.

Les deux branches intestinales se détachent de l'œsophage et cheminent à droite et à gauche du corps, émettant sur leur trajet de nombreux caecums dont la forme est variable, mais qui ne sont jamais véritablement ramifiés. Ces deux branches digestives sont réunies, au niveau du hapteur, par une anastomose postérieure plus ou moins dilatée. Cette anastomose pénètre dans le hapteur lui-même. Le fait le plus important est la présence d'une ou de deux anastomoses transverses dans la région située entre le niveau du pore génital et celui du hapteur. Ces anastomoses transverses (qui n'existent pas chez la forme adulte), sont constantes ; nous avons vérifié leur existence sur coupes sériées transversales et longitudinales, et nous n'avons rencontré aucun exemplaire qui en soit dépourvu. Le tube digestif ne prend jamais un aspect sacciforme.

Les cellules épithéliales de l'œsophage et des branches digestives sont colorées par des grains de pigment brun-noir. Par contre, nous n'avons pas observé les cristaux losangiques signalés par divers auteurs et par nous-mêmes dans le tube digestif des néoténiques de *P. integerrimum*. Rappelons que nous avons déjà constaté l'absence de ces cristaux chez les néoténiques de *P. pelobatis*.

Appareil génital femelle :

L'ovaire est situé dans la moitié antérieure de l'animal. Il a la forme d'un sac allongé dont la région postérieure se dilate progressivement, tandis que l'extrémité antérieure, où se multiplient les ovogonies, peut montrer aussi un petit renflement. L'ovaire mesure en moyenne 820 µ sur 230 µ.

La base de l'ovaire se rétrécit pour donner naissance à l'oviducte. Celui-ci dessine une courbe en arrière de l'ovaire et aboutit à l'ootype. Peu avant l'ootype, l'oviducte reçoit un vitelloducte impair médian et, à la base même de l'ootype, les nombreux canalicules des glandes de Mehlis. Juste avant le carrefour du vitelloducte, l'oviducte entre en communication avec l'une des branches intestinales par le canal génito-intestinal.

Source : MNHN, Paris

Les nombreux follicules vitellins occupent la plus grande partie du corps depuis le niveau de l'œsophage jusqu'au hapteur, à l'exception de la zone péri-ovarienne. Deux vitelloductes longitudinaux irréguliers donnent naissance, un peu en arrière de l'ovaire, à deux vitelloductes transverses qui se réunissent en un court vitelloducte médian.

Les glandes de Mehlis forment un bouquet qui entoure la base de l'ovaire; on distingue les habituelles glandes proximales et distales.

L'œuf se forme dans l'ootype et gagne l'atrium génital par un utérus court, qui renferme au maximum deux œufs formés. L'œuf mesure 180 sur 100 µ. L'atrium génital s'ouvre à l'extérieur par le pore génital médio-ventral.

Le canal génito-intestinal unit l'oviducte à l'une des branches intestinales, en formant une sinuosité. Nous confirmons l'existence des rétrécissements que nous avons observés à ses extrémités chez les néoténiques de *P. integerrimum* et de *P. pelobatis*. Nous nous trouvons donc renforcés dans l'idée que ce canal joue le rôle de réceptacle séminal pour les néoténiques, car sa lumière est remplie de spermatozoïdes, spécialement au voisinage de l'oviducte. Ces particularités ne sont guère visibles sur les individus montés *in toto* mais s'observent facilement sur coupes sériées. Sur celles-ci, on voit que des cellules vitellines peuvent occuper également la lumière du canal génito-intestinal, mais elles ne sont pas mélangées avec les spermatozoïdes.

Appareil génital mâle :

Le testicule est une ampoule simple, située ventralement dans la région postérieure à l'ovaire, c'est-à-dire à peu près vers le milieu de l'animal. Il mesure approximativement 500 µ de longueur sur 250 µ de largeur.

La région antérieure du testicule se rétrécit en un canal déférent qui aboutit à l'atrium génital, au centre d'un bulbe copulateur sub-sphérique pourvu de huit épines. Le bulbe a un diamètre de 35 µ; chaque épine mesure 11 µ de longueur.

Il n'existe pas de relations internes entre l'appareil génital mâle et l'appareil génital femelle.

Appareil excréteur :

Bien visible sur les coupes sériées, il est semblable à celui du néoténique de *P. integerrimum*, à savoir : canalicules latéro-ventraux; deux canaux collecteurs latéro-dorsaux; deux ampoules pulsatiles au niveau de la bifurcation intestinale, s'ouvrant chacune à l'extérieur par un pore dorsal.

C. *RECHERCHES EXPÉRIMENTALES*

Nous avons étudié expérimentalement le cycle biologique de nos trois espèces de Polystomes.

En premier lieu, nous avons cherché à comparer les modalités suivant lesquelles une même larve de Polystome est capable d'évoluer sur les branchies du têtard :

— soit en larve néoténique qui disparaîtra à la métamorphose du têtard;

— soit en larve à croissance lente qui donnera ultérieurement un adulte dans la vessie de l'Amphibien.

C'est le problème de la dualité évolutive des larves.

Ensuite, nous avons pu démontrer qu'en dehors du cycle classique, il existe une possibilité de reproduction directe des Polystomes à l'intérieur même de la vessie de l'Amphibien, en évitant le passage, *jusqu'ici considéré comme indispensable*, sur les branchies du têtard. Nous avons appelé cycle interne cette forme de reproduction dans laquelle, à aucun stade, le parasite ne se trouve à l'extérieur de son hôte.

1. DUALITÉ ÉVOLUTIVE DES LARVES

Le problème du déterminisme de la dualité évolutive des larves de *P. integerrimum* a été étudié expérimentalement par GALLIEN. Nous nous sommes donc bornés pour cette espèce, à vérifier que les résultats exposés par cet auteur s'appliquent au Polystome des Grenouilles rousses pyrénéennes. Par contre, chez *P. pelobatis* et *P. gallieni*, nous nous sommes efforcés de déterminer dans quelles conditions la larve gyrodactyloïde évolue ou non en néoténique sur les branchies du têtard. Nous précisons que nous avons rencontré dans la nature les formes néoténiques de nos trois espèces, ce qui prouve que la dualité que nous nous proposons d'étudier n'est, chez aucune d'elles, un phénomène seulement expérimental.

Source : MNHN, Paris

Il peut être intéressant (cas de *P. pelobatis* en particulier) d'effectuer deux séries d'expériences, l'une en utilisant les larves issues des œufs de l'adulte (gyrodactyloïdes I), l'autre en utilisant les larves issues des œufs du néoténique (gyrodactyloïdes II). Les méthodes sont identiques pour les deux séries d'expériences.

Méthodes :

Chaque expérience a été faite en utilisant un lot de têtards (généralement 10) élevés depuis la ponte au laboratoire, donc exempts de toute contamination (vérification sur lots-témoins). Les têtards étaient mis dans un cristallisoir contenant 500 cm³ d'eau. Dans ce cristallisoir étaient ensuite introduites les larves nageantes (généralement 100), recueillies à l'aide d'une pipette dans les récipients où se développaient les œufs. Nous soulignons le fait que toutes les expériences ont été faites à l'aide de larves triées et comptées, et non en utilisant des œufs sur le point d'éclore. Cela permet d'éviter les causes d'erreur dues à un éventuel pourcentage d'avortements dans le développements des œufs.

L'âge des têtards, sauf indication contraire, concerne des individus élevés à 15 °C.

Nous distinguons pour chaque espèce les expériences sur la descendance des adultes (c'est-à-dire utilisant les *larves gyrodactyloïdes I*) et les expériences sur la descendance des néoténiques (utilisant les *larves gyrodactyloïdes II*).

Pour éviter de surcharger le compte-rendu des expériences nous indiquons par l'abréviation « c.s. » les larves qui se sont fixées du *côté du spiracle* et par l'abréviation « c.o.s. » les larves qui se sont fixées du *côté opposé au spiracle*.

Polystoma integerrimum.

Expériences sur la descendance des adultes :

Gallien considère que, dans des élevages réalisés à 20 °C :

— sur les têtards âgés de moins de 8 jours, les larves évoluent normalement en néoténiques;

— sur les têtards de 8 à 13 jours (seuil de virage), les larves peuvent ou non évoluer en néoténiques;

— sur les têtards âgés de plus de 13 jours, les larves n'évoluent pas en néoténiques.

Gallien obtient également des évolutions en métagyrodactyloïdes, principalement pendant la période de virage. Ce sont les larves, qui, tout comme les jeunes néoténiques, absorbent du sang, mais paraissent, peu après, brusquement arrêtées dans leur développement.

Nous avons effectué une série d'expériences identiques à celles de Gallien, pour savoir si nos Polystomes, récoltés dans les Pyrénées, possèdent des potentialités exactement semblables à celles des Polystomes du Nord de l'Europe. En effet, contrairement à ce qu'ont observé Gallien (1935), Savage (1950) et Bychowsky (1958), ce n'est qu'exceptionnellement que nous avons rencontré la forme néoténique dans la nature. Cette rareté aurait pu avoir pour cause une modification fondamentale des modalités qui règlent la dualité évolutive des larves.

Nos expériences ont montré qu'il n'en est rien : nos résultats sont en tous points conformes à ceux de Gallien. Sur les têtards très jeunes on obtient pratiquement toujours des néoténiques; sur des têtards, élevés à 15 °C, âgés de 10-15 jours et au-delà, cela devient de plus en plus exceptionnel. Les larves fixées pendant la période de virage nous ont également fourni des métagyrodactyloïdes. Chez des têtards élevés à des températures plus basses, le seuil de virage s'élève et en même temps s'étale considérablement. Pour des têtards élevés à 10°, nos expériences montrent qu'il s'étend depuis l'âge de 10 jours jusqu'à l'âge de 20-22 jours. Il est d'ailleurs parfaitement logique que les possibilités de développement néoténique dépendent de l'âge physiologique du têtard et non de son âge absolu.

Expériences sur la descendance des néoténiques :

Gallien a montré que les larves gyrodactyloïdes II, issues des œufs pondus par les néoténiques, placées en présence de têtards de moins de 10 jours, ne paraissent pas pouvoir dépasser le stade métagyrodactyloïde; elles absorbent un peu de sang, mais ne se développent pas en néoténiques.

Nous n'avons pas renouvelé ces expériences, car il est impossible, dans quelque biotope que ce soit, que les larves gyrodactyloïdes II rencontrent des têtards n'ayant pas dépassé le seuil de virage. Gallien (1935) a souligné que ces expériences « ne sont réalisables qu'au laboratoire, à la suite d'artifices d'élevages et n'ont aucune chance de se produire dans la nature ».

Source : MNHN, Paris

Polystoma pelobatis.

EXPÉRIENCES SUR LA DESCENDANCE DES ADULTES :

Résultats :

Nous avons effectué des expériences différentes avec des lots de têtards âgés (en jours) de :

6, 12, 13, 14, 15, 19, 27, 30, 60, 115, 130, 165, 180.

Toutes les expériences effectuées avec des têtards âgés de 6 à 115 jours inclus ont fourni des néoténiques sans une seule exception. Le pourcentage de fixation est toujours important (jusqu'à 77 % des larves introduites). Même si les néoténiques sont nombreux (jusqu'à 20 par têtard), ils se développent parfaitement et deviennent ovigères. Dans des élevages réalisés à 15 °C, la maturité intervient entre le 25e et le 30e jour après l'infestation. Chaque néoténique pond alors jusqu'à 20 œufs par 24 h.

Les expériences réalisées avec des têtards de 130 jours ont donné encore sans exception des néoténiques. Cependant, l'une de nos expériences laisse à penser que ce développement est moins favorisé que précédemment : nous avons infesté simultanément dans le même bac des têtards âgés de 15 jours (L = 12-13 mm) et des têtards âgés de 130 jours (L = 60-63 mm); l'infestation a été réalisée le 24-3-1966. La dissection des têtards, effectuée le 28-3-1966, a montré de manière indiscutable que le développement néoténique des larves sur les têtards de 130 jours avait débuté d'une manière moins rapide, moins franche que sur les têtards de 15 jours.

Dans les expériences réalisées avec des têtards de 165 et 180 jours (têtards presque en métamorphose, à pattes postérieures bien développées), nous n'avons pas obtenu de développement néoténique; les larves restent du type à croissance lente.

Interprétation :

Ces expériences, renouvelées deux années de suite, montrent sans contestation possible que ce qu'on savait du déterminisme de la dualité évolutive chez *P. integerrimum* n'est pas valable pour *P. pelobatis.*

Chez *P. pelobatis,* on peut dire que les larves gyrodactyloïdes se fixant sur les têtards de *P. cultripes* évoluent en néoténiques, sauf si elles se fixent au cours des trois à quatre semaines qui précèdent le passage à la vie terrestre.

On voit que *chez cette espèce, c'est le non-développement néoténique plutôt que le développement néoténique qui apparaît comme l'exception.*

EXPÉRIENCES SUR LA DESCENDANCE DES NÉOTÉNIQUES.

Résultats :

Première expérience :

9-5-1966 : 20 larves, issues d'œufs pondus le 28 avril par des néoténiques de *P. pelobatis,* sont mises en contact avec deux têtards de *P. cultripes,* âgés de 66 jours (L = 32 et 34 mm).

Dissection le 14 avril :

— têtard n° 1 : 5 larves e.o.s. ayant très nettement commencé leur développement néoténique; 1 larve e.o.s. n'ayant pas absorbé de sang;

— têtard n° 2 : 4 larves e.o.s. ayant très nettement commencé leur développement néoténique.

Deuxième expérience :

11-5-1966 : 20 larves, issues d'œufs pondus le 30 avril par des néoténiques de *P. pelobatis,* sont mises en contact avec deux têtards de *P. cultripes* (L = 58 et 59 mm).

Dissection le 10 avril :

— têtard n° 1 : 3 néoténiques e.o.s., 1 néoténique c.s., tous ovigères;

— têtard n° 2 : 1 néoténique e.o.s., ovigère.

Troisième expérience :

19-7-1966 : 20 larves, issues d'œufs pondus le 8 juillet par des néoténiques de *P. pelobatis,* sont mises en contact avec deux têtards de *P. cultripes* (L = 70 et 74 mm).

Source : MNHN, Paris

Dissection le 1er août :

— têtard n° 1 : 3 jeunes néoténiques, bien caractéristiques, c.s.;
— têtard n° 2 : 1 jeune néoténique, bien caractéristique, c.s.

Interprétation :

D'après ces expériences, il est clair que *les larves gyrodactyloïdes II, issues des œufs pondus par les néoténiques de* P. pelobatis *sont capables d'évoluer à leur tour en néoténiques.*

Cela permet de supposer, avec beaucoup de vraisemblance, que les néoténiques de *P. pelobatis* sont théoriquement capables de perpétuer l'espèce sans intervention de la forme adulte. Celle-ci n'intervient qu'à la suite d'une modification de nature écologique, due au passage à la vie terrestre de l'Amphibien.

Les conditions de cette production de « néoténiques-fils » sont parfaitement réalisées dans la nature, puisque d'après ce que nous savons du comportement de l'hôte et de la biologie du parasite, il est certain que les larves gyrodactyloïdes II rencontrent des têtards assez éloignés de la métamorphose pour permettre le développement néoténique.

Polystoma gallieni.

Expériences sur la descendance des adultes :

Résultats :

Nous avons effectué des expériences distinctes avec des lots de têtards âgés (en jours) de :

3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 13, 16, 17, 21.

— sans exception, toutes les expériences sur des têtards âgés de 3 à 7 jours ont donné des néoténiques.

— pour les têtards âgés de 9 jours, nous avons obtenu quelques néoténiques, mais surtout des larves à croissance lente.

— pour les têtards âgés de 10 jours et au-delà, nous n'avons obtenu que des larves à croissance lente, à une exception près (développement néoténique d'une larve sur un têtard de 17 jours).

Interprétation :

Nous concluons que le déterminisme de la dualité évolutive est ici de même type que chez *P. integerrimum :* les larves gyrodactyloïdes évoluent en néoténiques lorsqu'elles se fixent sur des têtards très jeunes, le seuil de virage se situant à 8-9 jours pour des têtards élevés à 15 °C.

Particularités de l'infestation :

Deux particularités sont à citer concernant les caractéristiques de l'infestation. Nous prenons comme exemple une expérience réalisée avec des têtards âgés de 5 jours :

10 têtards *H. meridionalis*; infestation (100 larves) le 8-4-1966; dissection le 27-4-1966 : les résultats sont donnés dans le tableau 13.

c. o. s.	c. s.	Total
1 néoténique	0	1 néoténique
1 —	0	1 —
1 —	0	1 —
1 —	0	1 —
1 —	0	1 —
1 —	0	1 —
1 —	0	1 —
1 —	0	1 —
0	0	0
0	0	0
8 néoténiques	0	8 néoténiques

Tableau 13

Source : MNHN, Paris

On remarque que :

— tous les néoténiques sont fixés du côté opposé au spiracle; cela est d'un intérêt modéré, mais nous précisons que c'est également le cas dans les autres expériences concernant *P. gallieni*;

— détail plus curieux, il n'y a jamais qu'un seul néoténique par têtard. Cependant, lorsqu'on dissèque, ou observe par transparence, des têtards au lendemain de l'infestation, on compte souvent plusieurs larves fixées. Il faut en déduire que toutes les larves disparaissent sauf une, ce qui est très inattendu pour un parasite branchial.

Nous donnons encore trois précisions :

— chez les têtards plus âgés, les larves à croissance lente subsistent en nombre quelconque et il n'y a pas de phénomène d'élimination. Ce dernier est donc limité aux néoténiques;

— la présence d'un néoténique sur un têtard n'empêche nullement la fixation ultérieure de larves à croissance lente en nombre quelconque;

— ainsi que nous le préciserons plus loin, les statistiques effectuées dans la nature vont à l'appui du résultat expérimental : tous les têtards parasités par la forme néoténique le sont pratiquement par un seul individu. Une seule fois nous avons trouvé deux néoténiques sur le même têtard; encore faut-il indiquer qu'ils étaient jeunes et non ovigères.

Expériences sur la descendance des néoténiques :

Les expériences précédentes montrent que, comme dans le cas de *P. integerrimum*, les larves gyrodactyloïdes II n'ont, dans la nature, aucune chance de jouer un rôle dans la production de néoténiques. Nous avons donc simplement vérifié que ces larves se fixent et demeurent sans évoluer sur les branchies des têtards. Elles passent ensuite dans la vessie de l'adulte.

Conclusion.

Le fait le plus important est que chez *P. pelobatis*, les larves gyrodactyloïdes I ou II évoluent en néoténiques sur des têtards d'âges très différents, jusqu'aux approches de la métamorphose (donc sur des têtards pouvant être âgés de 6 à 8 mois).

Le cas de *P. gallieni* par contre, est du même type que celui de *P. integerrimum* : l'évolution néoténique n'est possible que sur les têtards très jeunes.

Les expériences et observations concernant *P. gallieni* révèlent, en outre, que chez cette espèce un seul néoténique arrive à maturité chez chacun des hôtes infestés.

2. DÉMONSTRATION DE L'EXISTENCE D'UN CYCLE INTERNE

Dimensions des polystomes d'une même vessie.

Notre attention a été attirée, à la suite des travaux de Gallien (1935) et de nos propres observations, par le problème que pose la présence de plusieurs Polystomes dont la taille n'est pas identique, dans la vessie urinaire d'un même Amphibien.

Gallien a noté cette particularité pour *P. integerrimum* chez *R. temporaria*. A notre tour, nous avons observé plusieurs cas semblables chez cette espèce, mais également, avec un taux de fréquence nettement supérieur, pour *P. pelobatis* chez *P. cultripes*.

Gallien propose comme explication du phénomène, une vitesse de croissance plus ou moins inégale pour les Polystomes d'une même vessie, inégalité qui pourrait être en rapport avec une migration non simultanée des jeunes parasites dans l'organe. Cependant, les données de ce problème nous paraissent aujourd'hui modifiées, car nous avons découvert l'existence d'un cycle direct des Polystomes à l'intérieur même de la vessie des Amphibiens. Ce cycle interne (ou endoxène) met en jeu un processus d'ovoviviparité et de fixation sur place de la larve éclose.

Observation de l'ovoviviparité.

Ovoviviparité chez *Polystoma pelobatis* :

Au cours de la période qui suit la ponte du Polystome, nous avons observé dans des cas nombreux, la persistance d'un œuf dans l'utérus du parasite, œuf qui suit *in situ* un développement apparemment normal et ne tarde pas à être embryonné.

Source : MNHN, Paris

A la suite d'autopsies nombreuses, nous avons pu observer et monter en préparations un certain nombre de Polystomes chez lesquels l'œuf en question renfermait une larve parfaitement développée, bien vivante, et montrant tous les mouvements qui précèdent habituellement l'éclosion. Lors d'autopsies pratiquées dans une période plus tardive, nous avons rencontré à plusieurs reprises, dans la vessie d'un même Pélobate adulte, un ou plusieurs Polystomes de grande taille auprès desquels une ou plusieurs très jeunes larves, fixées par leur hapteur aux parois de l'organe commençaient leur développement; dans chacun de ces cas, nous avons retrouvé des coques d'œufs vides, avec leur clapet détaché, dans l'utérus des Polystomes adultes; il en existe une seule au maximum par Polystome; ces coques vides sont éliminées ultérieurement.

Bien que nous n'ayons pas observé la « naissance » de la larve dans la lumière de l'utérus, nous concluons à un phénomène d'ovoviviparité authentique.

Nous soulignons que cette ovoviviparité concerne, pour chaque période de ponte, au maximum un œuf par Polystome adulte; la larve issue de cet œuf se fixe dans la vessie et donne naissance sur place à un jeune Polystome. La larve du cycle interne a pu être photographiée *in vivo* (pl. 8).

Dans les mois qui suivent la fin de la période de ponte, nous avons vérifié la présence de ces jeunes Polystomes. Nos observations nous laissent à penser que ces Polystomes arrivent à maturité plus rapidement que ceux provenant des larves ayant pénétré dans la vessie au moment de la métamorphose. Si ce fait, très délicat à affirmer, était vérifié, il consoliderait l'hypothèse selon laquelle des phénomènes hormonaux dépendant de la maturité de l'hôte, ne sont pas étrangers à la maturité du parasite.

Certaines différences de taille des Polystomes rencontrés dans une même vessie peuvent donc s'expliquer par le processus du cycle interne. Nous noterons cependant que chez les Amphibiens âgés de deux ans (chez lesquels aucun Polystome ne peut être parvenu à maturité, donc chez lesquels le cycle interne n'a pu se produire), il existe une certaine inégalité de taille chez les parasites d'une même vessie; il s'agit vraisemblablement dans ce cas, d'une manifestation de la concurrence vitale, comme l'a supposé GALLIEN (1935).

OVOVIVIPARITÉ CHEZ *Polystoma integerrimum* :

La présence d'un œuf dans l'utérus de *Polystoma integerrimum* après la fin de la période de ponte est un phénomène rare. Elle s'observe cependant et, dans trois occasions, nous avons découvert la larve complètement développée et vivante, à l'intérieur de l'œuf intra-utérin. Nous pensons que les processus décrits chez *P. pelobatis* se déroulent également chez *P. integerrimum*, mais d'une manière moins fréquente. Comme nous l'avons précisé plus haut, les inégalités de taille des Polystomes sont d'ailleurs plus rares chez la grenouille rousse que chez le Pélobate, du moins dans la région où ont lieu nos observations.

Expériences de contrôle.

1° Les observations ci-dessus concernent des Amphibiens soigneusement gardés à l'abri de toute contamination éventuelle par voie cloacale, chaque animal étant isolé dans un bocal lavé quotidiennement. Mais nous avons pensé que dans la nature une pénétration des larves nageantes par le rectum de l'Amphibien pourrait intervenir et nous avons cherché à la réaliser au laboratoire.

Les Amphibiens, isolés dans des bocaux contenant 50 cc d'eau ont été mis en contact avec des lots de 100 à 500 larves nageantes fraîchement écloses.

Toutes ces expériences ont échoué : chez ces animaux, autopsiés de 2 à 15 jours après la tentative d'infestation, nous n'avons trouvé de larve, ni dans la vessie, ni dans les reins et uretères examinés par précaution.

2° Nous avons cherché à savoir si les larves issues des œufs normalement pondus étaient potentiellement aptes à se développer directement dans la vessie des hôtes adultes, sans passer par le stade habituel sur les branchies des têtards.

Dans ce but, nous avons injecté dans la vessie d'Amphibiens adultes et indemnes des lots de cent larves fraîchement écloses; l'opération se fait à l'aide d'une canule de verre introduite dans la vessie par voie rectale. L'expérience est d'un succès toujours problématique, car l'Amphibien ainsi manipulé urine violemment à plusieurs reprises dans les minutes qui suivent et très peu de larves doivent se fixer immédiatement. Nous avons obtenu des résultats positifs trois fois (chez *Rana temporaria*); deux des autopsies, effectuées un mois après l'in-

Source : MNHN, Paris

festation ont révélé la présence de deux et douze larves ayant déjà acquis deux paires de ventouses; la troisième, effectuée au bout de huit mois a livré six jeunes Polystomes mesurant 2,15 mm de longueur. Cela indique que les larves à développement classique (ou au moins certaines d'entre elles) ont des potentialités semblables à celles des larves écloses dans l'utérus. *Le stade de vie branchial n'est donc pas nécessaire à une morphogénèse normale.*

Interprétation du phénomène.

Si l'existence d'un cycle interne chez les *Polystomatidae* permet d'expliquer les différences de taille dont il est question plus haut, il nous semble que ce phénomène présente d'autres motifs de discussion ou d'intérêt.

1. Le cycle interne représente un processus de reproduction et d'infestation tout à fait exceptionnel chez un organisme parasite, mais il faut remarquer que ce cycle n'est pas véritablement surprenant dans le contexte de la biologie des Polystomes. Si l'on considère une larve qui se fixe sur les branchies du têtard peu de temps avant la métamorphose, on se rend compte qu'elle ne subit que de très faibles modifications entre sa naissance et le moment où elle émigrera dans la vessie pour commencer son véritable développement. Il suffit alors d'imaginer que le bref laps de temps passé sur les branchies se réduise encore et tende vers zéro; rien ne s'oppose formellement à la disparition du stade de fixation sur les branchies. C'est ce processus que réalise le cycle interne, confirmant ainsi que la période de fixation sur le têtard n'apporte aucune transformation morphologique ou métabolique indispensable.

2. L'hypothèse est couramment acceptée (cf. Dogiel, 1962) selon laquelle les Polystomes auraient pour ancêtres des Monogènes parasites de Poissons qui, devenus parasites des têtards d'Anoures, se seraient adaptés à la survie dans la vessie de leur hôte, à la suite de la métamorphose. Le cycle interne devient le terme le plus élevé de cette évolution : le parasite se multiplie sur place, dans son hôte à écologie terrestre. Si l'on considère que le cycle interne peut aboutir à doubler une ou plusieurs fois le nombre de parasites présents dans une vessie, on se rend compte qu'il est *peut-être*, pour la survie de l'espèce, d'une importance comparable à la production d'œufs par les individus néoténiques. La forme classique de reproduction reste cependant indispensable pour la transmission du parasite, d'hôte à hôte.

3. Le cycle interne réduit singulièrement la valeur des conclusions sur la longévité des Polystomes, tirées de leur présence chez des Amphibiens âgés. On ne peut plus considérer comme évident que le parasite ait l'âge de son hôte.

4. Chez un *Polystomatidae* africain, *Eupolystoma alluaudi* (De Beauchamp, 1913), l'utérus est bourré d'œufs embryonnés dont les plus âgés contiennent une larve parfaitement formée (voir Euzet et Combes, 1967 *a*). D'après les dessins de Beverley-Burton (1962) concernant ce parasite, des larves sont écloses et libres dans l'utérus. Il n'est pas impossible que le phénomène que nous avons décrit comme relativement exceptionnel chez les Polystomes de nos régions, soit un processus courant chez cette espèce.

Nous mentionnons pour mémoire que nous avions pensé à *une autre origine possible* pour les différences de taille des Polystomes d'une même vessie : il aurait pu se produire une infestation tardive de l'adulte à la suite de la prédation de ses propres jeunes, les larves en période de migration chez la grenouille en fin de métamorphose gagnant la vessie du prédateur par le tube digestif. Nous avons réalisé plus de cent expériences en utilisant des têtards en cours de métamorphose et de très jeunes grenouilles, provenant de lots fortement infestés. Nous n'avons jamais retrouvé de larve dans la vessie de l'adulte prédateur. Ce mode d'infestation tardive est donc à considérer comme *hautement improbable*.

D. *CORRÉLATIONS PHYSIOLOGIQUES ENTRE LES CYCLES SEXUELS DE L'HOTE ET DU PARASITE*

Il existe un double problème concernant une liaison humorale éventuelle entre les Amphibiens d'une part, les Polystomes qu'ils abritent dans leur vessie urinaire, d'autre part.

En effet, Gallien a montré que :

1° La maturité sexuelle de *Polystoma integerrimum* (Fröhlich, 1798) intervient à l'âge de trois ans, c'est-à-dire à l'âge où son hôte, *Rana temporaria* L., devient lui-même pubère.

Source : MNHN, Paris

2° Le cycle sexuel annuel du parasite apparaît comme calqué sur celui de son hôte : il y a correspondance entre les périodes de ponte, de repos, de gamétogénèse.

Devant ce concours de corrélations, on peut se demander si l'ensemble de la physiologie sexuelle du Polystome n'est pas déterminé par les hormones de l'hôte, celles-ci agissant directement ou non sur les gonades et glandes annexes du parasite.

Cette manière de voir a reçu un début de confirmation avec les travaux de MIRETSKI et de STUNKARD. MIRETSKI (1951) déclenche en hiver la ponte simultanée de la grenouille et du Polystome en injectant une suspension d'hypophyse dans la cavité abdominale de l'hôte. STUNKARD (1959), ayant implanté, dans le sac lymphatique dorsal d'une *Hyla septentrionalis* immature, des hypophyses de *Rana pipiens* adultes, pense avoir déclenché la gamétogénèse à la fois chez la rainette et chez son parasite, *Polystoma stellai*. Une théorie différente est soutenue par GORSHKOV (1964) qui pense qu'il y a indépendance entre ontogénèse et cycle sexuel du Polystome d'une part, hormones de l'hôte d'autre part. Cet auteur se fonde tout d'abord sur le fait que, chez des grenouilles de 45 à 50 mm de longueur, capturées dans la nature et qu'il pense âgées de 18 mois, des Polystomes ont pondu en novembre, par simple exposition à la température du laboratoire. Mais il faut signaler qu'un fait de même ordre, observé par ZELLER (1872) et par GALLIEN (1935) a été discuté par ce dernier auteur (p. 61) et classé au rang des exceptions. GORSHKOV a réalisé par ailleurs une série d'expériences au demeurant peu nombreuses qui, nous semble-t-il, ne démontrent pas l'absence de corrélation humorale entre l'hôte et le parasite. GORSHKOV montre seulement le rôle de la chaleur dans le déclenchement de la ponte du parasite et l'action incertaine des injections hypophysaires. Il nous semble que GORSHKOV attache trop d'importance au fait très précis que constitue la ponte : que celle-ci soit déclenchée par la chaleur lorsque tous les éléments sexuels sont mûrs, ne démontre pas que les processus de gamétogénèse, bien plus importants, ne soient pas, chez le parasite, en relation avec le cycle hormonal de la grenouille.

Nous avons étudié les corrélations existant entre les cycles sexuels de l'hôte et du parasite chez nos deux espèces, *P. pelobatis* et *P. gallieni*.

1. CORRÉLATIONS DES CYCLES SEXUELS DE *POLYSTOMA PELOBATIS* ET DE *PELOBATES CULTRIPES* :

Les autopsies montrent que les Pélobates impubères n'abritent que des parasites impubères. Comme chez *P. integerrimum*, la puberté de l'hôte et du parasite coïncident.

D'autre part, nous savons que le Pélobate peut posséder deux périodes de ponte, l'une au printemps (fin février-début mars), l'autre en automne (fin octobre). Or, *les Polystomes possèdent aussi deux périodes de ponte*, correspondant aux mêmes dates : les milliers d'œufs de *P. pelobatis* recueillis en octobre ou novembre sont identiques à ceux du printemps et fournissent les mêmes larves gyrodactyloïdes. Ce double cycle se produit dans la nature ainsi qu'en témoignent des statistiques d'infestation effectuées sur les têtards. Il faut rappeler cependant (voir p. 21), que la ponte automnale de l'hôte est soumise à des exigences écologiques strictes : les années à faible pluviosité, les mares (toujours asséchées en été) ne se remplissent pas en octobre : les Pélobates n'ayant pas d'eau à leur disposition, la ponte automnale est supprimée. Les autopsies réalisées à ce moment-là nous ont montré que les gonades de ces Amphibiens sont cependant mûres. Il est probable que les Polystomes ne pondent pas non plus, bien que leurs gonades soient, elles aussi, dans l'état qui précède la ponte. Pélobates et Polystomes restent alors probablement dans cet état jusqu'au printemps. Si toutefois, au mois d'octobre de ces années sèches, les Pélobates sont mis au contact de l'eau, à + 20°, les Polystomes pondent, ce qui est conforme aux observations de GALLIEN et de GORSHKOV chez *P. integerrimum*.

Chaque ponte du parasite dure de 35 à 55 jours; chaque Polystome pond de 1.900 à 2.900 œufs (moyenne : 2.450).

2. CORRÉLATIONS DES CYCLES SEXUELS DE *POLYSTOMA GALLIENI* ET DE *HYLA MERIDIONALIS*

Toutes les observations montrent que les rainettes impubères sont parasitées par des Polystomes également impubères. Ici aussi, maturité de l'hôte et maturité du parasite coïncident.

Source : MNHN, Paris

D'autre part, dans le cycle sexuel annuel, la ponte de l'hôte et du parasite coïncident aussi et, sur coupes histologiques, on retrouve, à de légers décalages près dans le temps, les états successifs des organes glandulaires du parasite, décrits par GALLIEN.

Si les périodes de ponte coïncident, cela ne signifie pas cependant que la ponte effective de l'hôte et celle du parasite se déclenchent exactement au même moment. Il semble (et cela est également valable pour les autres espèces) que le parasite commence toujours la production des œufs avant l'accouplement des Amphibiens. C'est cependant chez la rainette que cette réserve prend le plus de valeur, car la ponte du parasite commence dès la sortie d'hibernation de l'hôte, tandis que celui-ci ne se reproduit qu'au cours des semaines qui suivent.

Dans nos régions (Perpignan) la ponte des parasites débute vers le 15 mars et s'étale sur 25 à 28 jours; chaque Polystome pond de 320 à 800 œufs (moyenne : 560).

Conclusion.

Dans le contexte des relations humorales Vertébrés-Invertébrés et plus spécialement des relations humorales hôte-parasite, il est important que le cas de *P. integerrimum* ne soit nullement isolé : les corrélations entre le cycle sexuel de l'hôte et celui du parasite paraissent être le mode habituel chez ces Monogènes, le cas du Pélobate et de son parasite, avec leurs deux pontes annuelles, étant particulièrement frappant.

Il n'est pas sans intérêt de rappeler que la forme néoténique des Polystomes pond en l'absence probable de toute stimulation hormonale, ou du moins de toute stimulation cyclique; or, la ponte de cette forme néoténique est précisément continue. Au contraire, chez la forme adulte, parasite d'un hôte adulte présentant des phénomènes cycliques de sexualité, on observe un cycle de reproduction calqué sur celui de cet hôte. Si l'on admet que néoténique et adulte sont deux écomorphoses du même animal, on doit convenir qu'il n'y a rien d'étonnant à ce que le milieu-hôte influence la physiologie d'un organisme dont il influence aussi profondément la morphogénèse.

Le problème abordé étant essentiellement d'ordre physiologique, il est souhaitable cependant qu'une démonstration expérimentale soit faite de la corrélation humorale entre l'Amphibien et le Polystome. A la suite des exceptions invoquées par GORSHKOV, on peut d'ailleurs s'attendre à des résultats montrant une certaine souplesse dans la réponse du parasite aux stimulations hormonales de son hôte.

E. *LA NÉOTÉNIE DANS LE CYCLE BIOLOGIQUE*

1. ORIGINALITÉ MORPHOLOGIQUE DES FORMES NÉOTÉNIQUES

Le dimorphisme évolutif est désormais étudié chez les trois espèces européennes de *Polystoma* et signalé chez une espèce américaine. Ce phénomène se produisant chez des hôtes appartenant à des genres d'Anoures aussi différents que *Rana*, *Hyla* et *Pelobates*, on doit répondre à deux questions :

Quelles sont les affinités des néoténiques entre eux?
Quelles sont leurs affinités avec les formes adultes?

Comparaison des formes néoténiques entre elles.

Il n'est pas dans notre intention d'analyser en détail la variation des organes chez les néoténiques actuellement connus (*P. integerrimum*, *P. nearcticum*, *P. pelobatis* et *P. gallieni*), mais d'attirer l'attention sur les points qui nous paraissent les plus intéressants.

1° Les dimensions des différents néoténiques ne sont pas identiques. Cependant, elles ne paraissent pas en rapport direct avec celles des têtards qu'ils parasitent. Ainsi, les néoténiques du Pélobate et de la Rainette sont de taille semblable alors que le têtard du premier atteint 90 mm de longueur et celui de la deuxième 45 mm seulement (sans que cela constitue une explication satisfaisante de ce phénomène, nous rappelons que les têtards de Rainettes parasités portent un seul néoténique ovigère, tandis que ceux du Pélobate en abritent un nombre quelconque). On trouvera une comparaison plus détaillée concernant les dimensions dans COMBES (1967).

2° Les hapteurs des néoténiques de *P. pelobatis* et *P. nearcticum* ont des ventouses pédonculées; chez les néoténiques de *P. gallieni*, les pédoncules sont extrêmement réduits;

Source : MNHN, Paris

chez les néoténiques de *P. integerrimum*, les ventouses sont sessiles et le hapteur lui-même est peu distinct du reste du corps. Nos observations sur le vivant dans les cavités branchiales des têtards de Grenouille rousse, Pélobate et Rainette nous font penser que les facultés d'élongation des pédoncules ventousaires sont adaptées à la fixation et au déplacement sur les branchies, en fonction de l'écartement de deux arcs branchiaux contigus. Cela est conforme à la plasticité évolutive de l'appareil de fixation telle qu'on la connaît chez beaucoup de Monogènes parasites du système branchial des Poissons.

3° La morphologie de l'appareil digestif ayant une certaine valeur dans la systématique du genre *Polystoma*, il est bon de rappeler que les adultes de *P. integerrimum*, *P. nearcticum* et *P. pelobatis* possèdent des anastomoses digestives transverses, l'adulte de *P. gallieni* étant au contraire du type « sans anastomose ». Il est donc surprenant d'observer des anastomoses transverses chez tous les néoténiques y compris chez celui de *P. gallieni*. Sous ce rapport, les adultes diffèrent nettement, mais les néoténiques sont semblables.

Si l'on tient compte que les petites différences concernant les dimensions du hapteur ou des pédoncules ventousaires ne sont pas immédiatement décelables, on constate par exemple, qu'il est difficile de distinguer entre eux les néoténiques de *P. pelobatis* et de *P. gallieni*, alors que les adultes se séparent au premier coup d'œil.

On peut conclure à une *très grande homogénéité morphologique des néoténiques*. En raison de la structure de l'appareil digestif, *cette homogénéité est supérieure à celles des adultes*.

Les petites différences observées sur le hapteur des néoténiques ne vont pas à l'encontre de cette affirmation, la longueur des pédoncules ventousaires reflétant une simple adaptation à des conditions un peu différentes de fixation.

Comparaison des formes néoténiques avec les formes adultes.

Nous résumons les différences et les analogies les plus remarquables concernant la morphologie générale, l'appareil digestif, les appareils génitaux femelle et mâle, l'appareil excréteur.

Morphologie générale :

Les dimensions du néoténique sont toujours inférieures à celles de l'adulte. Le néoténique est moins aplati, moins foliacé que l'adulte. Les hamuli sont très réduits chez le premier, bien développés chez le second.

Chez les deux, il existe un hapteur à six ventouses; celles-ci peuvent être pédonculées ou non chez le néoténique tandis qu'elles sont toujours sessiles chez l'adulte. Les crochets larvaires demeurent identiques chez les deux formes.

Appareil digestif :

Le néoténique possède toujours une ou deux (plus rarement trois ou quatre) anastomoses transverses. L'adulte peut avoir une à quatre anastomoses transverses, ou bien aucune (*P. gallieni*).

L'anastomose haptoriale et le canal bucco-intestinal sont présents chez les deux formes.

Appareil génital femelle :

Le néoténique possède un ovaire à région antérieure peu différenciée, un utérus très court; il n'a pas de vagin. L'adulte possède un ovaire à région antérieure rétrécie, un utérus long; il montre deux vagins.

Le canal génito-intestinal est présent chez les deux formes, mais paraît servir de réceptacle séminal uniquement chez le néoténique. Vitellogènes et glandes de Mehlis sont semblables.

Appareil génital mâle :

Le testicule du néoténique est formé d'une ampoule unique, celui de l'adulte est divisé en cystes multiples.

Le bulbe copulateur est moins musculeux chez le néoténique que chez l'adulte, mais il est pourvu chez tous deux de huit épines.

Source : MNHN, Paris

APPAREIL EXCRÉTEUR :

Il est identique chez les deux formes.

Adulte et néoténique sont donc deux formes réellement différentes.

Sur le plan anatomique, la *différence essentielle* concerne l'apparition de deux vagins chez l'adulte, vagins qui n'ont aucun homologue, fut-il vestigial, chez le néoténique.

Chez l'adulte, la voie de la fécondation est représentée par les vagins, les spermatozoïdes restant en réserve dans les conduits vaginaux. Chez le néoténique, on peut supposer que la voie de la fécondation est l'utérus, les spermatozoïdes allant se mettre en réserve dans le canal génito-intestinal.

2. DÉTERMINISME DU DÉVELOPPEMENT NÉOTÉNIQUE

Les différences, mises en évidence par nos recherches expérimentales, entre les conditions de base nécessaires au développement néoténique chez nos espèces, sont importantes.

Chez *P. integerrimum* et *P. gallieni*, le développement néoténique n'est possible que chez des têtards jeunes, n'ayant pas dépassé, suivant les conditions de température, un âge de 10 à 20 jours.

Chez *P. pelobatis*, le développement néoténique se produit sur des têtards âgés de quelques jours à plusieurs mois, les larves à croissance lente n'apparaissant guère que dans les semaines qui précèdent la métamorphose de l'Amphibien.

Cette différence ne se superpose nullement à la séparation morphologique des espèces, puisque ce sont les adultes de *P. integerrimum* et *P. pelobatis* qui sont systématiquement très voisins, tandis que *P. gallieni* se distingue nettement.

Nous croyons voir, au contraire, une corrélation entre ces phénomènes et la biologie de l'hôte.

En effet, *R. temporaria* et *H. meridionalis* (hôtes respectifs de *P. integerrimum* et *P. gallieni*) ont des têtards à développement rapide : deux mois à deux mois et demi dans notre région. Par contre, les têtards de *P. cultripes* (hôte de *P. pelobatis*) se développent bien plus lentement, en huit mois très souvent; nous avons dit comment, quand les mares se dessèchent trop tôt, les têtards périssent en grand nombre, dans l'incapacité d'accélérer leur développement.

Il semble y avoir corrélation entre la durée de la période favorable à la néoténie et la durée du développement des têtards :

— période longue favorable à la néoténie chez les têtards à développement long;
— période courte favorable à la néoténie chez les têtards à développement court.

Cette corrélation bouleverse celle que l'on a admis jusqu'ici sur le seul exemple de *P. integerrimum* (développement néoténique lié à la période des branchies externes du têtard ou à une brève période au-delà).

Nous fondant sur cette nouvelle corrélation, nous proposons une hypothèse explicative, que des recherches biochimiques doivent venir confirmer. Cette hypothèse se décompose en deux propositions :

a. Connaissant la sensibilité des larves aux facteurs biochimiques (tropisme de fixation, tropisme de migration, spécificité stricte) on peut penser que l'absorption de sang par la larve est liée à un facteur de ce type plutôt qu'à un facteur physique (tel que la finesse de l'épithélium branchial par exemple);

b. Nous pensons que ce facteur pourrait être en rapport, pour un têtard donné, non pas avec son âge absolu, mais avec le temps qui le sépare de sa métamorphose. En d'autres termes, le développement néoténique se produirait sur des têtards non parvenus à une certaine période critique précédant la métamorphose. Des substances humorales liées à la préparation de la métamorphose, pourraient apparaître chez le têtard de tel Anoure, beaucoup plus tôt que chez le têtard de tel autre. Ces substances inhiberaient le développement du néoténique à son début.

Cela rend très bien compte de l'existence des larves métagyrodactyloïdes : larves ayant commencé à absorber du sang sur les branchies, mais chez qui le développement néoténique, non encore suffisamment avancé, paraît avoir été brutalement inhibé.

Source : MNHN, Paris

Notre hypothèse a l'avantage d'une certaine logique : des néoténiques qui se développeraient pendant la période critique précédant la métamorphose des têtards, seraient condamnés, sur quelque hôte que ce soit, à mourir avant d'avoir achevé ou même commencé leur période de ponte.

Nous tenons cependant à souligner que :

— la corrélation entre la période de possibilité de néoténie et la durée du développement de l'Amphibien doit être vérifiée chez de nouvelles espèces;

— seule une étude biochimique du phénomène peut transformer notre hypothèse en probabilité.

En résumé, la période favorable à la néoténie des larves de Polystomes est variable suivant les espèces; brève chez les parasites de *R. temporaria* et *H. meridionalis*, elle est très longue chez celui de *P. cultripes*. Ces conditions apparemment différentes d'apparition sont peut-être liées à des facteurs humoraux dépendant de la biologie de l'hôte.

3. SIGNIFICATION ÉCOLOGIQUE ET PHYLÉTIQUE DU DIMORPHISME ÉVOLUTIF

Les Monogènes sont dans leur quasi-totalité des parasites externes de Poissons (marins ou dulcicoles), bien que les Polystomes, qui sont une des exceptions, aient été plus d'une fois proposés comme exemple de ce groupe.

Mais, sur le plan écologique, ces Polystomes et les genres voisins qui font également exception, sont du plus haut intérêt. Ils parasitent tous des animaux amphibies ou sub-aquatiques, sans distinction de classification, c'est-à-dire que leur caractère commun n'est plus la systématique de l'hôte, mais son écologie. On rencontre ces Monogènes, taxonomiquement très voisins, chez des Vertébrés aussi différents que les Dipneustes, les Urodèles, les Anoures, les Chéloniens et les Mammifères.

Cette conquête de l'hôte amphibie ne s'est produite qu'en milieu dulcicole; elle se manifeste chez les deux groupes de Monogènes : *Monopisthocotylea* et *Polyopisthocotylea* (fig. 27).

Parmi les MONOPISTHOCOTYLEA, deux Gyrodactylidae sont parasites d'Amphibiens : *Gyrodactylus* sp., ectoparasite des têtards de *Rana catesbeiana* d'après STUNKARD et DUNIHUE (1933); *Gyrdicotylus gallieni* Vercammen-Grandjean, 1960, endoparasite (tube digestif) de *Xenopus laevis victorianus*.

En outre, deux espèces de découverte très récente ont une biologie semblable à celle des Polystomes :

— chez les Urodèles :

Euzetrema knoepffleri Combes 1965, parasite de la vessie urinaire de *Euproctus montanus*, en Corse;

— chez les Chéloniens :

Iagotrema uruguayensis Mañe-Garzon et Gil, 1962, parasite de la vessie urinaire de *Hydromedusa tectifera*, en Amérique du Sud.

Ces deux espèces, malgré la différence d'hôte et l'éloignement géographique sont les seuls représentants d'une même famille, les *Iagotrematidae*, et d'une même super-famille, les *Iagotrematoidea*.

Parmi les POLYOPISTHOCOTYLEA, genre et espèces sont plus nombreux :

— chez les Dipneustes (*Neoceratodus*) [sur la peau et les branchies] :
Pseudopolystoma (1 espèce) [1];

— chez les Urodèles dans la vessie urinaire ou sur la peau] :

Pseudopolystoma (1 espèce);
Sphyranura (4 espèces);

(1) *Pseudopolystoma australensis* (Reichenbach-Klinke, 1965) Euzet et Combes, 1967 *a*.

Source : MNHN, Paris

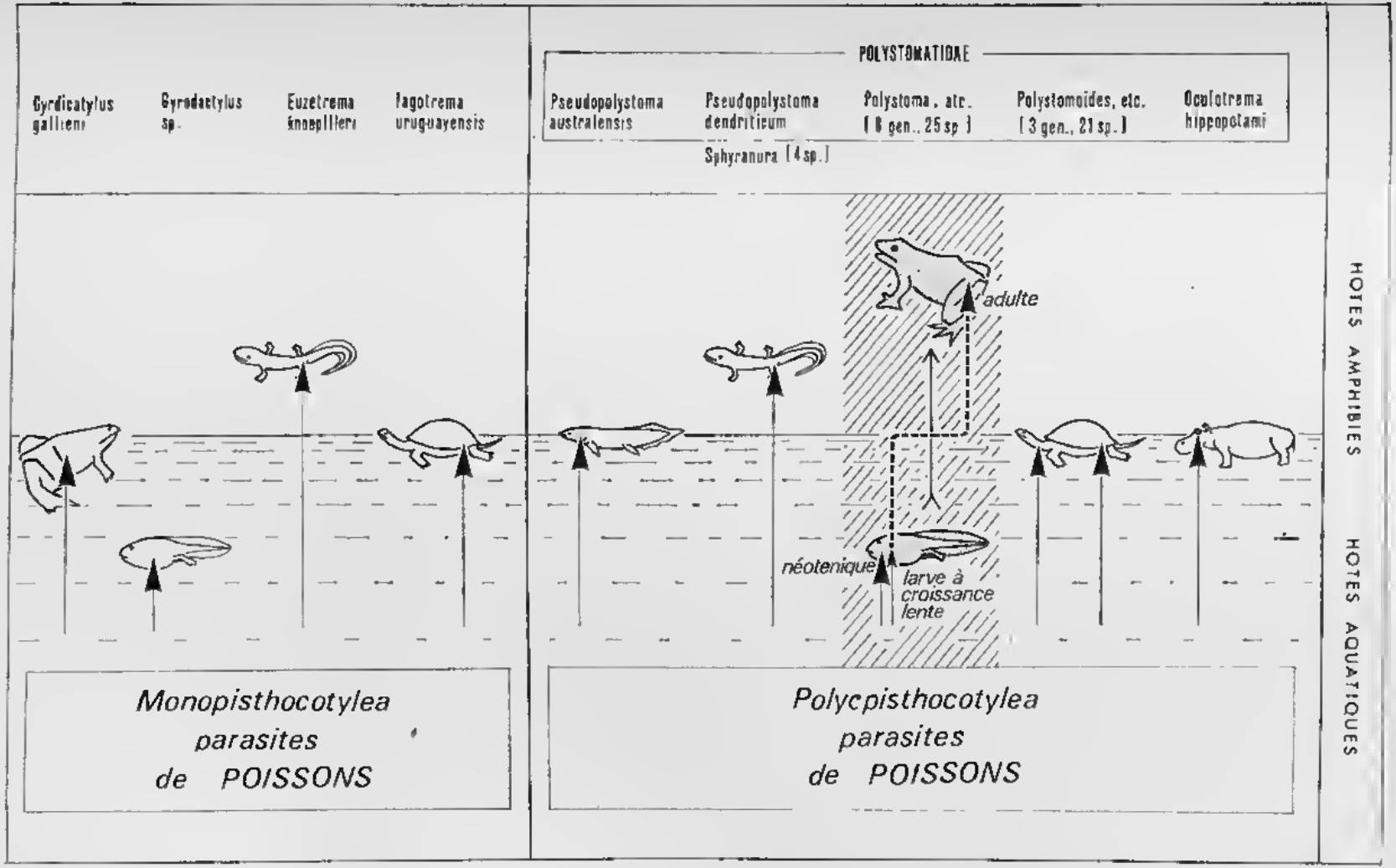


FIGURE 27
Schéma montrant l'infestation des animaux amphibies par les Monogènes

Source : MNHN, Paris

— chez les Anoures [dans la vessie urinaire] :

Polystoma (15 espèces);
Protopolystoma (1 espèce);
Parapolystoma (1 espèce);
Eupolystoma (2 espèces);
Diplorchis (2 espèces);
Pseudodiplorchis (1 espèce);
Neodiplorchis (1 espèce);
Riojatrema (1 espèce);

— chez les Chéloniens [dans l'œsophage ou la vessie urinaire] :

Polystomoides (10 espèces);
Neopolystoma (9 espèces);
Polystomoidella (3 espèces);

— chez les Mammifères (*Hippopotamus*) [sous les paupières];

Oculotrema (1 espèce) [1].

Toutes ces espèces se groupent dans la super-famille des *Polystomatoidea* en deux familles, *Sphyranuridae* (un seul genre, *Sphyranura*) et *Polystomatidae* (les treize autres genres).

Il est tout à fait remarquable qu'un Dipneuste, un Triton, un Hippopotame, qui n'ont en commun que leur situation à la limite des milieux aquatique et terrestre, soient précisément parasités par des Monogènes extrêmement voisins. Il est encore plus étonnant que cette évolution se soit produite dans les deux grands phylums des Monogènes, à la fois chez les *Monopisthocotylea* et les *Polyopisthocotylea*, et dans des conditions très semblables. La figure 27 schématise cette évolution chez les deux phylums.

Cela montre à quel point, dans certains cas, la faune parasitaire d'un animal puise son origine dans l'écologie de cet animal, plutôt que dans sa position systématique.

Il n'est guère moins intéressant de noter que chez les animaux amphibies qui mènent une vie active terrestre pendant une partie de l'année (Urodèles et Anoures), ces Monogènes, tant *Monopisthocotylea* que *Polyopisthocotylea*, habituellement parasites externes, soient devenus internes en se réfugiant dans le milieu urinaire, physiquement le plus voisin du milieu aquatique extérieur. Il faut ajouter qu'il existe des convergences nettes entre *Monopisthocotylea* et *Polyopisthocotylea* ayant suivi cette évolution : dès 1965, nous précisions dans notre description de *Euzetrema knoepffleri* (*Monopisthocotylea*) : « la forme générale... rappelle de manière frappante celle des Polystomes de vessie, parasites habituels des Amphibiens Anoures » et « la forme de ces crochets est à très peu de chose près superposable à celle des hamulis chez les espèces du genre *Polystoma* ».

Quel est, dans ce contexte, l'intérêt des formes néoténiques chez les *Polystomatidae*?

Nous pensons que la forme néoténique et la forme adulte représentent deux écomorphoses. Dans l'existence simultanée de deux formes ovigères d'une même espèce, l'une se développant sur les branchies du têtard, l'autre dans la vessie de l'adulte, nous voyons un exemple remarquable où une même information génétique permet deux constructions différentes, entre lesquelles le choix est opéré par le milieu.

Il est clair que la même larve d'un Polystome, mise en présence de deux écologies distinctes, est capable de deux adaptations morphologiques et deux adaptations physiologiques différentes :

Adaptations morphologiques :

— corps fusiforme; hapteur permettant la fixation sur des filaments branchiaux (chez le néoténique);

— corps foliacé, hapteur permettant la fixation sur une paroi membraneuse (chez l'adulte).

(1) Rappelons que *Oculotrema hippopotami*, découvert et nommé par Stunkard en 1924, d'après des exemplaires provenant du Jardin Zoologique du Caire, a été retrouvé par Thurston et Laws (1965) en Ouganda où ce Monogène vit sous les paupières de 76 % des Hippopotames (960 individus parasités sur 1263 examinés).

Source : MNHN, Paris

Adaptations physiologiques :

— ponte continue chez un organisme aquatique (cas du néoténique);
— ponte limitée à la période de vie aquatique chez un organisme amphibie (cas de l'adulte).

Cette « plasticité » serait représentative d'un état transitoire dans l'évolution des *Polystomatidae*, le néoténique rappelant le parasite ancestral de Poisson, l'adulte représentant le parasite moderne d'Amphibien.

Nous donnons à l'appui de cette thèse les arguments suivants :

a. Chez le Pélobate, les néoténiques de *P. pelobatis* se développent et se reproduisent sans limitation, exactement dans les conditions d'un Monogène parasite des branchies d'un Poisson. Par « sans limitation », nous entendons qu'il n'y a pas de limitation dans le temps ayant son origine chez le parasite. Lorsque le cycle se modifie ou s'interrompt, cela est dû à des circonstances extérieures (changements intervenus chez l'hôte, ou dans le biotope). Nous pensons que dans une mare pérenne qui serait peuplée toute l'année de têtards de Pélobate, il y aurait succession indéfinie de générations néoténiques. Il va de soi que cela reste tout de même à découvrir dans la nature.

b. Toujours chez le Pélobate, seules les larves fixées sur des têtards très proches de la métamorphose, échappent à l'évolution néoténique. Statistiquement, ces larves deviennent l'exception. Tous les bilans réalisés dans nos biotopes montrent que la forme néoténique est, en ce qui concerne la masse des individus, beaucoup plus importante que la forme adulte.

Dans les biotopes situés au voisinage de Perpignan, nous avons les chiffres moyens suivants :

100 Pélobates adultes abritent au total 42 Polystomes adultes;
100 Pélobates têtards abritent au total 250 Polystomes néoténiques.

c. Si le cas de *P. integerrimum* fournit une statistique inverse (poussée à l'extrême dans nos stations de Cerdagne où le néoténique n'apparaît plus), nous interprétons cet état de fait comme un terme plus élevé dans l'évolution biologique des Polystomes, sous la dépendance d'une variation écologique. Le néoténique reste susceptible d'apparition exceptionnelle (si les conditions d'environnement le permettent) ou expérimentale.

Un stade plus élevé serait la disparition de la potentialité d'évolution néoténique elle-même. Cette disparition reviendrait à une réduction de la plasticité adaptative que nous venons d'envisager. Même si ce cas existe chez certaines espèces, il n'est pas démontré pour l'instant que le tropisme « ancestral » de la larve vers la branchie du têtard puisse disparaître totalement, au profit du tropisme « moderne » vers la vessie urinaire. Ce tropisme moderne n'apparaît chez nos espèces qu'après passage sur la branchie et le tropisme vers la branchie n'est éliminé que dans le cas très particulier du cycle interne ou bien lorsqu'on injecte expérimentalement les larves nageantes dans la vessie.

Il est remarquable que le cycle biologique des Polystomes que nous avons étudiés présente un véritable état de transition dans l'évolution du groupe. En effet, la forme néoténique des têtards de Pélobate se comporte comme un authentique parasite de Poisson, et paraît représenter le stade initial de l'évasion des Monogènes hors de leurs hôtes-Poissons. Ce stade ancestral voit son importance biologique réduite chez le Polystome de *R. temporaria* et disparaît totalement dans certaines conditions de milieu.

7 564024 6.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

ÉCOLOGIE DES CYCLES

A. *GÉNÉRALITÉS*

L'étude écologique des cycles de Monogènes *Polystomatidae* présente des données sensiblement différentes de celle des cycles de Digènes.

1. ÉCOLOGIE DES ORGANISMES

Écologie du parasite.

Il faut envisager comme trois problèmes différents l'écologie des stades libres, l'écologie des stades parasites des branchies du têtard et l'écologie des stades parasites de la vessie de l'Amphibien adulte.

a. L'écologie des deux stades libres (œuf et larve gyradactyloïde nageante) est analogue à celle des stades libres de Digènes.

b. L'écologie des stades vivant sur les branchies du têtard se rapproche de l'écologie des Monogènes parasites des branchies de Poissons : nutrition, déplacements, fixation sur les arcs branchiaux, spécificité. Deux stades différents des Polystomes vivent ainsi sur les branchies du têtard : larve à croissance lente et larve néoténique; chacune d'elles a sa propre écologie : nous verrons que la recherche de micro-milieux définis dans la cavité branchiale n'est pas identique chez ces deux stades.

c. L'écologie des stades vivant dans la vessie urinaire de l'Amphibien adulte est l'étude du milieu où vit le parasite évoluant en adulte d'une part, la larve du cycle interne d'autre part. A ces stades, le Monogène possède une écologie voisine de celle des *Gorgoderidae* adultes, avec qui il partage cette niche écologique (vessie).

Écologie de l'hôte.

Comme dans le cas d'un Digène, l'écologie de l'hôte est l'un des éléments de l'écologie du cycle d'un Monogène. Le milieu dans lequel évolue l'Amphibien est à même de procurer au parasite un ensemble de conditions favorables ou défavorables. La place exacte que tient l'écologie de l'hôte dans l'écologie du cycle d'un Polystome est cependant très délicate à caractériser.

2. L'ÉCOLOGIE DE LA TRANSMISSION

Bien que l'on ait affaire à un cycle apparemment plus simple que celui des Digènes, puisqu'il ne comporte qu'un seul hôte, la transmission du parasite d'un milieu à un autre pose des problèmes complexes.

a. L'infestation du têtard est le résultat d'un tropisme du parasite. Mais elle n'a pas la même valeur suivant l'âge du têtard. On peut dire qu'une larve nageante de *P. integerrimum* ne trouve pas un milieu identique suivant qu'elle pénètre dans la cavité branchiale d'un têtard âgé de 5 jours ou dans celle d'un têtard âgé de 30 jours. Dans le premier cas, elle trouve des conditions favorables au développement néoténique; dans le second, elle trouve des conditions qui déterminent une croissance lente aboutissant ultérieurement à un adulte. *Il faut donc savoir quelles sont les conditions mésologiques et éthologiques, ces dernières dépendant soit de l'hôte, soit du parasite, qui favorisent la rencontre des larves avec des têtards de tel ou tel âge.*

b. Pour la larve à croissance lente, il se produit un changement de milieu au moment de la métamorphose du têtard. *Il est remarquable qu'au moment précis où l'hôte « s'élève » du milieu aquatique au milieu aérien, il y ait corrélativement changement de l'écologie du parasite par changement de niche écologique.* Tout se passe comme si le parasite « recherchait », dans son hôte en cours de transformation, un milieu convenable à sa survie et à son

Source : MNHN, Paris

développement. Il est intéressant de connaître les phénomènes qui déterminent ce changement de milieu. Rappelons que ce changement n'intervient pas pour les larves néoténiques qui meurent sans exception au moment de la métamorphose du têtard.

c. L'existence du cycle interne montre que *le parasite peut échapper à ces changements écologiques successifs*; du moins peut-on affirmer que ceux-ci sont réduits au maximum lorsqu'une larve, issue de l'utérus d'un Polystome adulte, se fixe à côté de lui et poursuit sur place son développement. On peut dire que dans ce cas, l'écologie du Polystome est plus monotone encore que celle d'un organisme libre effectuant un cycle complet de reproduction sans sortir de sa niche écologique.

B. *FACTEURS ÉCOLOGIQUES DE L'INFESTATION*

1. POLYSTOMA INTEGERRIMUM

Extrême rareté des néoténiques dans les stations pyrénéennes.

L'importance du problème de l'apparition des néoténiques dans la nature est liée à leur rôle dans l'épidémiologie des Polystomes. En effet, Baer et Euzet (1960), d'accord avec Savage (1950), pensent que l'apport des larves nées de la génération néoténique est indispensable à la survie de l'espèce. Dans cette optique, la génération néoténique, loin d'être un phénomène accessoire, serait un maillon statistiquement nécessaire à la réalisation indéfinie du cycle.

L'ensemble de nos statistiques, portant sur les dissections, étalées sur quatre ans, d'un peu plus de 2.000 têtards, montre que *la génération néoténique est pratiquement absente* du cycle de *P. integerrimum* dans notre région. Les prélèvements de têtards ont été faits, à différents stades de leur développement, dans la série de stations suivantes :

2, 3, 7, 8, 9, 11, 17, 26, 27, 30, 31, 36.

Parmi ces stations, seules les stations **26** (vallée de Portè) et **27** (mare de Porta) nous ont fourni des néoténiques :

— station **26** : 1 néoténique en juin 1965, sur un prélèvement de 200 têtards examinés; 2 en mai 1966, sur un prélèvement de 120 têtards;

— station **27** : 2 néoténiques en mai 1966, sur un prélèvement de 100 têtards; 2 en juin 1966, sur un prélèvement de 100 têtards également.

L'ensemble des stations qui précède nous ayant fourni pour les mêmes dissections environ 4.000 larves à croissance lente, on se rend compte qu'*une larve sur 500 à 600 devient néoténique*, tandis que le pourcentage des têtards porteurs de néoténiques atteint *au mieux* 1 à 2 %.

Par rapport aux chiffres connus dans les autres régions où le Polystome a été étudié (voir en particulier Gallien, 1935, p. 72), il faut conclure à une extrême rareté de la forme néoténique dans nos stations et à sa disparition quasi-certaine dans une partie d'entre elles.

Facteurs conditionnant l'apparition des néoténiques.

Données expérimentales :

Nous savons que la génération néoténique apparaît lorsque les larves de Polystome se fixent sur des têtards très jeunes; *il est donc nécessaire qu'il y ait présence simultanée dans un biotope de larves nageantes et de très jeunes têtards pour qu'on voit apparaître des néoténiques dans ce biotope.*

Nous avons vérifié par ailleurs qu'en infestant les têtards de nos grenouilles pyrénéennes par les larves issues des œufs de leurs Polystomes, on obtient des néoténiques chaque fois que cette condition de base est expérimentalement réalisée. Il n'est donc pas question, pour expliquer l'extrême rareté des néoténiques dans nos stations, de mettre en cause un affaiblissement quelconque des potentialités ontogéniques du parasite ou une immunité partielle de l'hôte.

On peut poser *a priori* que si le néoténique n'apparaît qu'exceptionnellement dans nos stations, ce sont des conditions extrinsèques et non intrinsèques, qui en sont responsables.

Source : MNHN, Paris

Pour apprécier l'influence de facteurs extrinsèques sur les possibilités d'infestation de très jeunes têtards, il faut connaître les durées du développement, en fonction de la température, des œufs du parasite d'une part, des œufs de l'Amphibien d'autre part. C'est d'après ces durées de développement que l'on pourra apprécier les chances d'une présence simultanée de larves du Polystome et de très jeunes têtards de son hôte.

Méthodes :

Nous avons utilisé quatre enceintes réfrigérées et ventilées donnant au demi-degré près, toutes les températures comprises entre 0° et la température ambiante (soit 20 à 25°). Nous avons fractionné des pontes de *R. temporaria* et de *P. integerrimum* et déterminé leur temps de développement à des températures diverses (les œufs de l'hôte et du parasite proviennent d'animaux recueillis à la station **26**, à 1.640 m d'altitude). Nous avons établi les courbes de la figure 28 (échelle arithmétique pour la température, logarithmique pour le temps).

Résultats :

Il ressort de ce tableau que, pour une température donnée, le temps de développement d'un œuf de Polystome est toujours nettement supérieur au temps de développement d'un œufs de *Rana*.

Nous exprimons cela en disant qu'il existe un « décalage » entre l'éclosion d'un œuf de Polystome et l'éclosion d'un œuf de *Rana*, ces deux œufs ayant été pondus en même temps et étant maintenus à la même température. On se rend compte, si on compare les durées de développement de la figure 28, que ce décalage est d'autant plus grand que la température commune de développement est plus basse.

En fonction de la température, ce décalage varie approximativement de la manière suivante :

Températures	Décalages
°C	jours
25	4
20	6
18	7
15	13
12	20
10	28
8	35
5	> 50

Interprétation :

De ces résultats, nous pouvons tirer les propositions suivantes :

a. Si, dans un biotope donné, les œufs de Polystome et les œufs de grenouille sont déposés en même temps et se développent dans les mêmes conditions, les larves du parasite écloront alors que les têtards auront dépassé le seuil de virage et on n'observera pas de néoténiques;

b. Si, dans un biotope donné, certains œufs du Polystome sont pondus avant certains œufs de la grenouille, et si ce décalage dans la ponte est approximativement égal au décalage du développement que nous avons défini, certaines larves se trouveront en présence de têtards fraîchement éclos et on observera des néoténiques;

c. Si, dans un biotope donné, certains œufs de Polystome se développent, par suite de conditions microclimatiques, plus vite que certains œufs de la grenouille, et si cette accélération leur permet de rattraper le décalage de développement, des larves issues de ces œufs « accélérés » se trouveront en présence de très jeunes têtards et il apparaîtra des néoténiques.

Ces propositions, déduites de l'expérimentation montrent que, *pour qu'il y ait présence simultanée de très jeunes têtards et de larves nageantes, une compensation de facteurs*

Source : MNHN, Paris

est nécessaire; il faut que le retard pris dans leur développement par les œufs de *P. integerrimum* sur ceux de *R. temporaria* soit rattrapé :

— *soit par un facteur éthologique* (décalage des pontes);

— *soit par un facteur mésologique* (hétérogénéité micro-climatique du biotope de ponte).

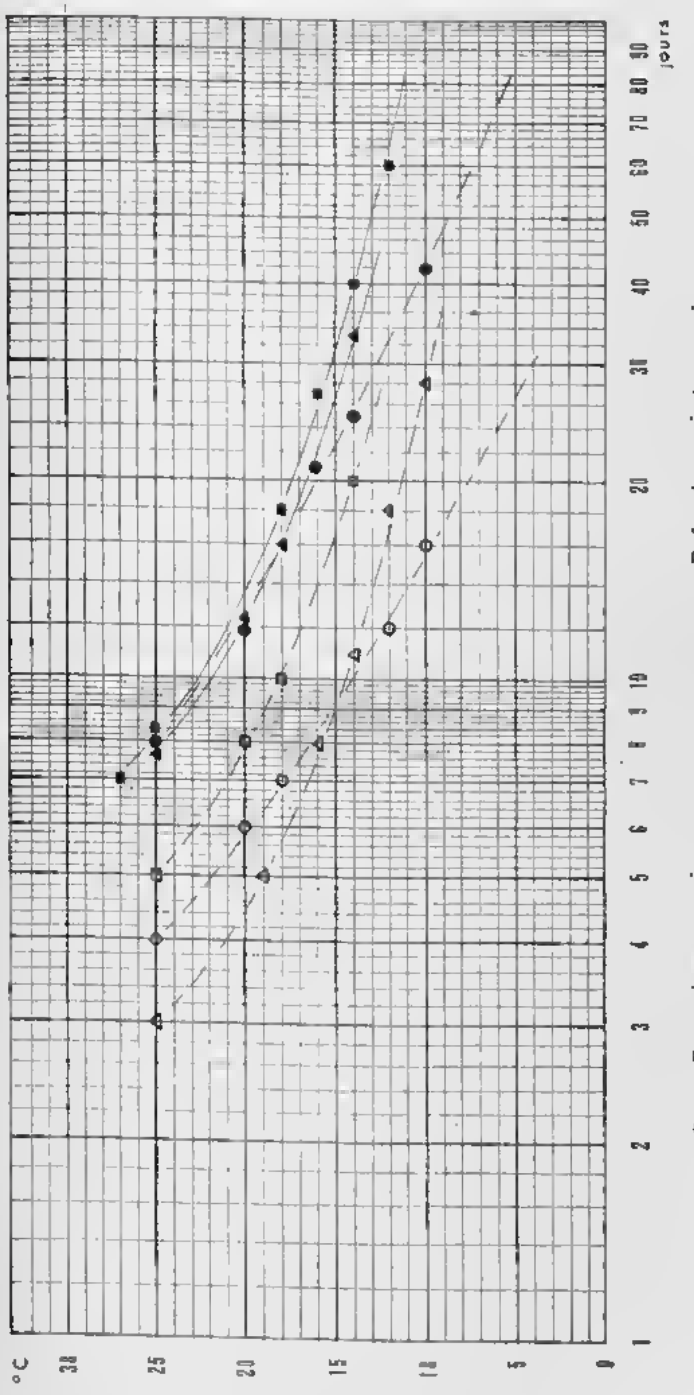


FIGURE 28
Durées de développement comparées des œufs d'Amphibiens et des œufs de Polystomes en fonction de la température

Source : MNHN, Paris

OBSERVATIONS DANS LA NATURE :

Facteurs éthologiques :

Il faut étudier le décalage éventuel entre la ponte du Polystome et la ponte de la grenouille, d'abord à l'échelle du couple, ensuite à l'échelle de la population.

A l'échelle du couple :

Nous savons que dans nos stations, les couples de *R. temporaria* pondent dans la nuit ou la journée qui suivent leur arrivée sur le lieu de ponte. Nos dissections sur place des grenouilles nous ont montré que la ponte des Polystomes était également déclenchée à ce moment-là, mais il est évident qu'elle ne peut précéder que de quelques heures au plus la ponte des Amphibiens. La ponte du parasite se poursuit pendant 5 à 6 jours, pendant lesquels les grenouilles, épuisées, sont toujours dans le biotope de ponte. Nous en concluons que les œufs du parasite et de l'hôte sont déposés pratiquement de manière simultanée.

A l'échelle de la population :

Les observations de GALLIEN (1935) et de BYCHOWSKY (1958) montrent que, dans le Nord de la France et de l'U.R.S.S., l'étalement dans le temps de la ponte de l'Amphibien et de la ponte du Polystome est important. GALLIEN, dans le chapitre intitulé « Éthologie des Polystomes dans la nature » écrit, à la suite d'observations dans la région parisienne : « La ponte s'effectue du 25 février au 25 mars; elle est faible aux deux extrêmes, elle est optima entre le 5 et le 15 mars... Parallèlement, *R. temporaria* pond pendant tout le mois de mars, l'intensité optima de la ponte se situant du 15 au 20 mars ».

Pour BYCHOWSKY (1958), la ponte des Polystomes dans la région de Léningrad se produit du 25 avril au 10-15 mai, celle des grenouilles du 25 avril au 10 mai, donc pratiquement pendant la même période.

Dans les deux cas, les premiers œufs de Polystomes sont déposés longtemps avant les derniers œufs de grenouille, 30 à 35 jours avant d'après GALLIEN, 15 jours avant d'après BYCHOWSKY. Si on suppose que les têtards se développent à une température moyenne de 10°, on peut calculer d'après notre tableau de développement (fig. 28) que :

— dans la région parisienne (observation de GALLIEN) le décalage de développement à 10° (27 jours) est entièrement rattrapé;

— dans la région de Léningrad (observations de BYCHOWSKY), le décalage est partiellement rattrapé : les larves rencontreront des têtards âgés approximativement de 12 jours, donc encore largement capables, ayant grandi à la température de 10°, de permettre l'apparition de néoténiques.

Dans nos stations enfin, où l'étalement de la ponte de *R. temporaria* (voir page 18) est très faible (6 à 8 jours), notre tableau permet de calculer que, théoriquement, on est juste à la limite des conditions d'apparition des néoténiques, puisque les premières larves écloses pourraient rencontrer des têtards âgés d'une vingtaine de jours.

Mais ces calculs sont théoriques, puisque nous avons supposé une température de développement uniforme et n'avons tenu aucun compte pour l'instant des conditions mésologiques réelles.

Facteurs mésologiques :

L'étude des conditions qui règnent dans l'eau des biotopes de ponte nous a montré que la température varie de façon importante suivant la profondeur d'une part, la topographie d'autre part.

Pendant la journée, la différence de température est importante entre la couche d'eau superficielle d'une mare et la vase du fond. L'écart maximum est atteint entre 14 heures et 15 heures; au cours d'une journée ensoleillée et pour une profondeur de 30 cm, il atteint couramment 10°. Or, les pontes de *R. temporaria* sont flottantes (généralement), tandis que les œufs du Polystome tombent sur le fond. Les œufs de grenouille sont donc « accélérés » par rapport aux œufs de Polystome et l'on se rend compte que *ce phénomène va dans le sens d'une aggravation du retard de développement des œufs de Polystome par rapport à ceux de grenouille*, par conséquent diminue encore les chances d'une présence simultanée de larves gyrodactyloïdes nageantes et de très jeunes têtards.

Il faut préciser que les œufs de Polystome n'ont que peu de chances d'être déposés sur le bord de la mare, où la profondeur est faible, car les grenouilles pondent dans les zones

Source : MNHN, Paris

où la profondeur atteint au moins 20 cm; après leur ponte, — et alors que des œufs de Polystome sont encore évacués — elles se réfugient même aux endroits les plus profonds. Au contraire, les têtards aussitôt éclos se rassemblent dans les zones de faible profondeur, les plus chaudes, où ils atteignent rapidement l'âge physiologique du seuil de virage (voir pl. 9).

Notons que l'influence thermique de la profondeur est sensible à l'intérieur même d'une ponte de grenouille : les œufs situés les plus bas prennent un retard de plusieurs jours sur les œufs situés en surface.

D'autre part, les différents points d'un biotope de reproduction, même s'il est de dimensions modestes, sont loin de présenter des conditions uniformes. On observe d'importantes différences de température, liées à l'ensoleillement, à la proximité de la neige ou à une alimentation en eau froide.

Nous avons particulièrement étudié la variation de ces conditions dans les stations **26** et **27**, les seules où nous ayons observé des néoténiques.

a. Station **26** (vallée de Porté) [fig. 29 et planche 9].

Cette station comprend une mare formée par la fonte des neiges et coupée en deux par une petite route qui la divise en une partie Ouest et une partie Est. Sous la route, il existe une large communication entre ces deux parties. La profondeur varie de 15 à 25 cm.

La partie Est, située au pied d'un abrupt, mesure 6 m sur 5; elle est abritée par des bouleaux touffus; bien que ceux-ci soient défeuillés lors des observations, ils ajoutent leur ombre non négligeable à celle de l'abrupt. C'est là que subsiste le plus longtemps la neige et que se fait l'alimentation (discrète) en eau froide.

La partie Ouest mesure 20 m sur 4; elle est au soleil et se trouve à l'opposé de l'alimentation en eau froide.

Nous décrivons les phénomènes observés en 1966 :

27 mars : une flaque où l'eau est à + 4° existe côté soleil; nous y trouvons deux mâles de *R. temporaria*; côté ombre encore enneigé.

1er avril : côté soleil, nombreuses grenouilles et nombreuses pontes dont les œufs sont en début de segmentation; côté ombre, apparition d'une flaque.

4 avril : côté soleil, encore de nombreuses grenouilles et de nouvelles pontes; côté ombre, premières pontes.

8 avril : rares grenouilles, mais pontes nombreuses des deux côtés : côté soleil, 53 pontes sont au stade morula ou début de gastrulation, 12 sont en fin de gastrulation (bouchon vitellin); côté ombre, 20 pontes au total, toutes au stade début de segmentation ou morula.

11 avril : côté soleil, les pontes les plus avancées ont dépassé le stade neurula et montrent des embryons nettement allongés; côté ombre, la plupart des pontes sont en début de gastrulation, mais il y a encore quelques pontes fraîches, avant tout juste achevé leur gonflement.

18 avril : côté soleil, nombreuses éclosions; côté ombre, stade neurula en général, sauf les pontes les plus récentes.

25 avril : côté soleil, beaucoup de têtards ont dépassé le stade branchies externes; côté ombre, les œufs les plus avancés sont à un stade proche de l'éclosion.

Pendant la période qui précède, du 4 au 25 avril, nous avons placé les sondes thermiques de deux appareils enregistreurs au milieu des pontes de grenouilles, à la profondeur de 15 cm, l'une côté Est (point A, fig. 29), l'autre côté Ouest (point B, fig. 29).

Nous avons obtenu les courbes des figures 30 et 31.

Si on relève sur ces courbes les températures toutes les deux heures, pendant la période centrale de l'observation, c'est-à-dire la semaine du 11 au 18 avril, la moyenne des chiffres obtenus est :

— pour la partie Est : 5° 6;
— pour la partie Ouest : 8° 2.

Bien qu'une telle température *moyenne* n'ait probablement pas un effet rigoureusement identique à celui de la même température *uniforme*, nous pouvons calculer la durée de développement approximative des œufs de *Rana* et de *Polystoma*, d'après notre figure 28.

Source : MNHN, Paris

On obtient :

— pour la partie Est :

développement des œufs de *Polystoma* : 78 jours;
développement des œufs de *Rana* : 25 jours.

— pour la partie Ouest :

développement des œufs de *Polystoma* : 54 jours;
développement des œufs de *Rana* : 19 jours.

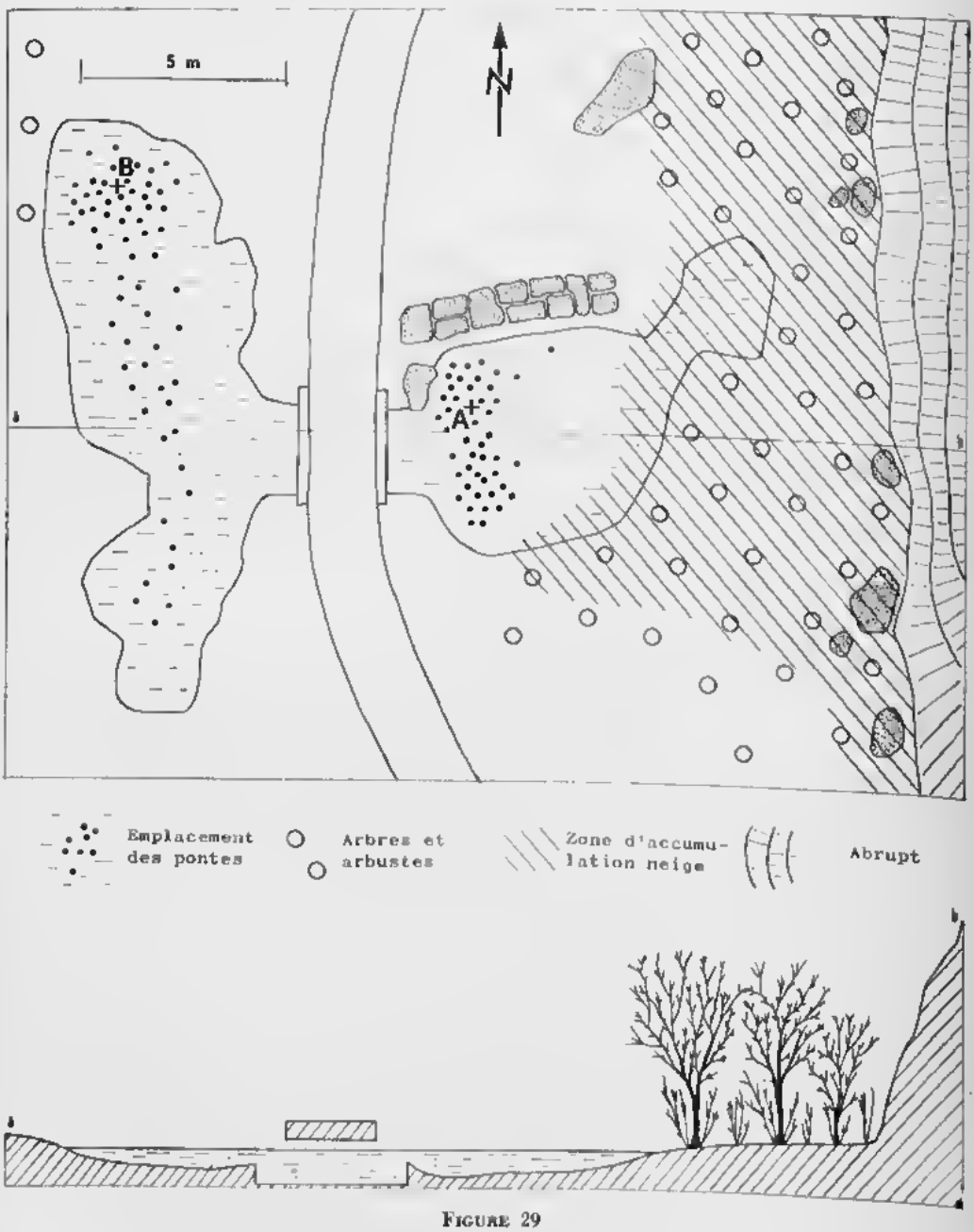


FIGURE 29

Plan et coupe de la station 26

Les croix indiquent les emplacements des sondes des enregistreurs thermiques.
Point A : sonde ayant fourni l'enregistrement de la figure 30.
Point B : sonde ayant fourni l'enregistrement de la figure 31.

Source : MNHN, Paris

Si enfin on reporte ces données sur un graphique (fig. 32), on voit que les dernières éclosions d'œufs de *Rana* peuvent avoir lieu une dizaine de jours avant les premières éclosions d'œufs de *Polystoma*. Ayant admis, dans l'étude expérimentale du cycle, que l'âge de 20 jours (aux températures voisines de 10 °C) est l'âge limite des têtards pour l'apparition des néoténiques, il est clair que les processus que nous venons d'exposer ont pu favoriser l'apparition de néoténiques dans cette station. En effet, nous avons observé que les jeunes têtards se déplacent en groupes nombreux depuis les zones froides vers les zones chaudes de la mare, donc vers l'endroit où éclosent les larves les plus précoces de Polystome.

Les différences de température liées à la topographie du biotope de ponte vont donc dans le sens de l'apparition possible de néoténiques.

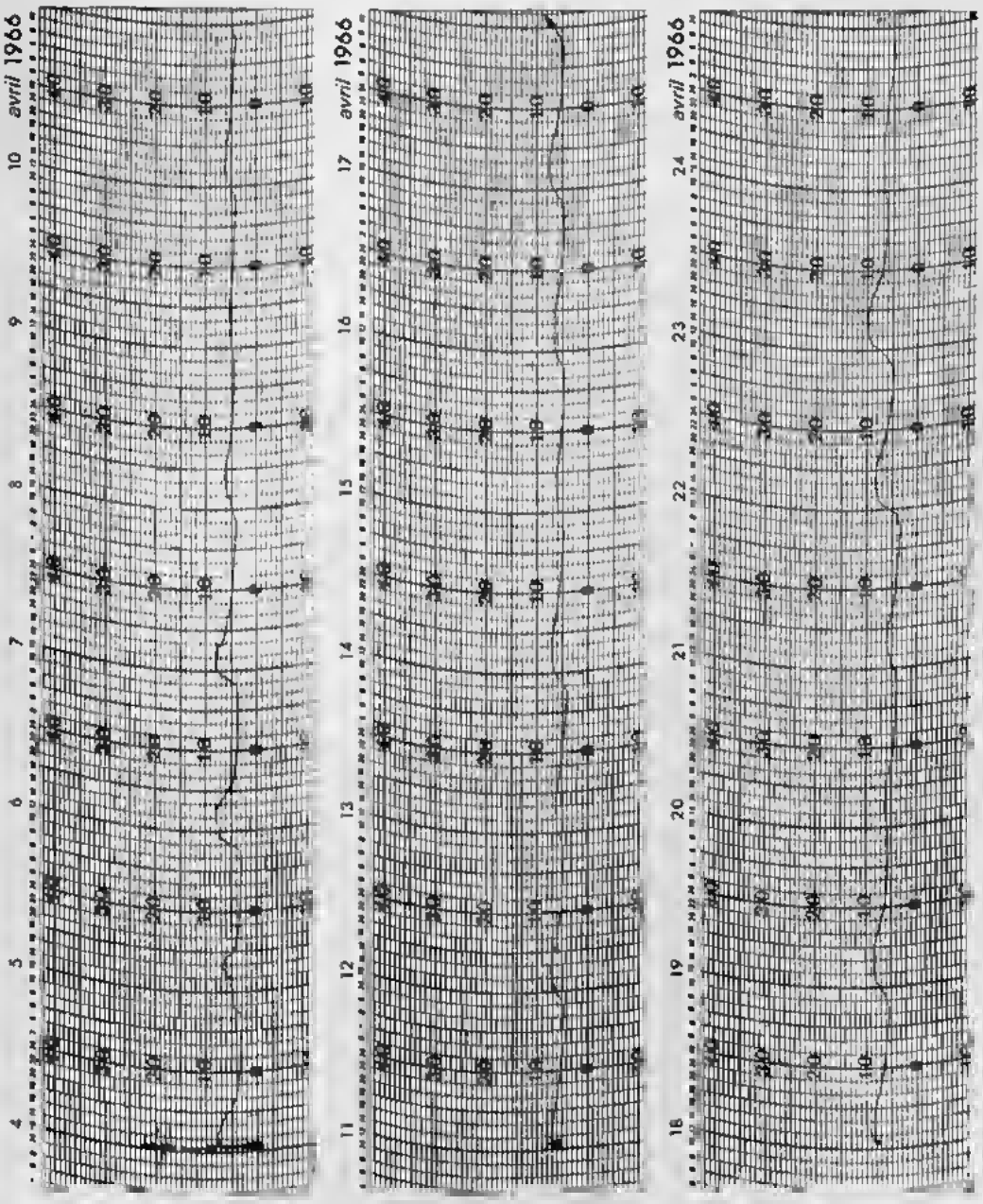


FIGURE 30

Enregistrement thermique réalisé à la station 26, côté est, au point A (voir fig. 29)

Source : MNHN, Paris

On voit que, dans un pareil biotope, l'existence d'une génération néoténique est liée à un ensemble de conditions qui se soustraient ou s'ajoutent pour rattraper le décalage théorique qui existe entre l'éclosion des œufs de l'hôte et l'éclosion des œufs du parasite. On se trouve dans des conditions limites pour l'apparition des néoténiques et celle-ci peut tenir à une condition microclimatique, à un déplacement de têtards ou même à la ponte d'un couple de grenouilles retardataire.

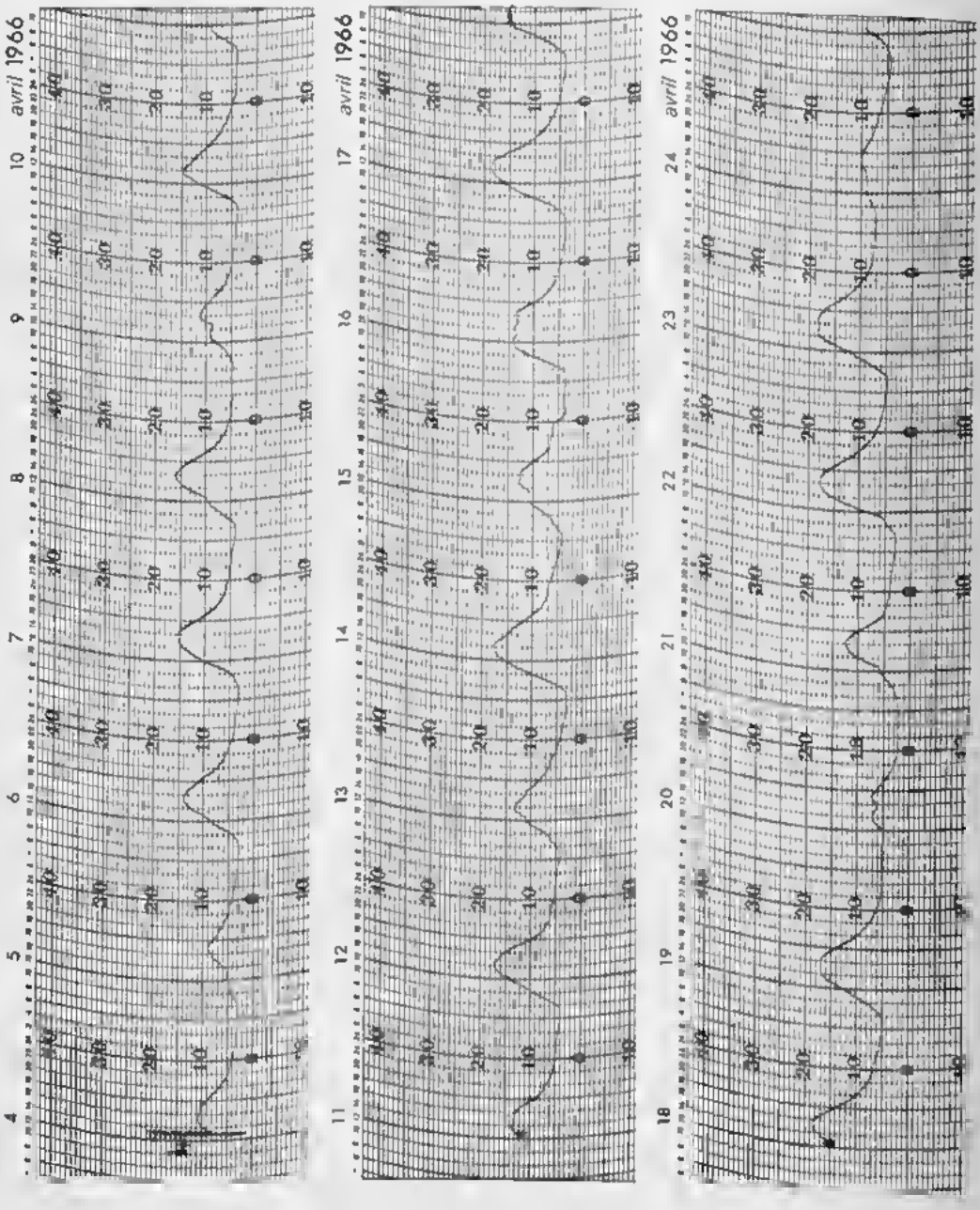


FIGURE 31

Enregistrement thermique réalisé à la station 26, côté ouest, au point B, (voir fig. 29)

b. Station 27 (Porta) [fig. 33 et planche 10] :

Cette station, plus étendue que la précédente, comprend une série de marigots et de fossés communiquant entre eux, l'ensemble couvrant une surface de 70 m sur 50. Elle présente

Source : MNHN, Paris

aussi une partie Nord ombragée de bouleaux, par où se fait l'alimentation en eau froide, et une partie Sud largement ensoleillée.

La station étant située juste en face de la gare de Porta, nous n'avons pu y placer d'enregistreurs à sonde. Mais, à chacune de nos visites, nous avons constaté que les différences de température dans la journée étaient au moins aussi marquées qu'à Porté (jusqu'à 12° d'écart entre l'eau de la partie Nord et l'eau de la partie Sud). Le développement rapide des pontes au Sud et bien plus lent au nord en est le témoignage.

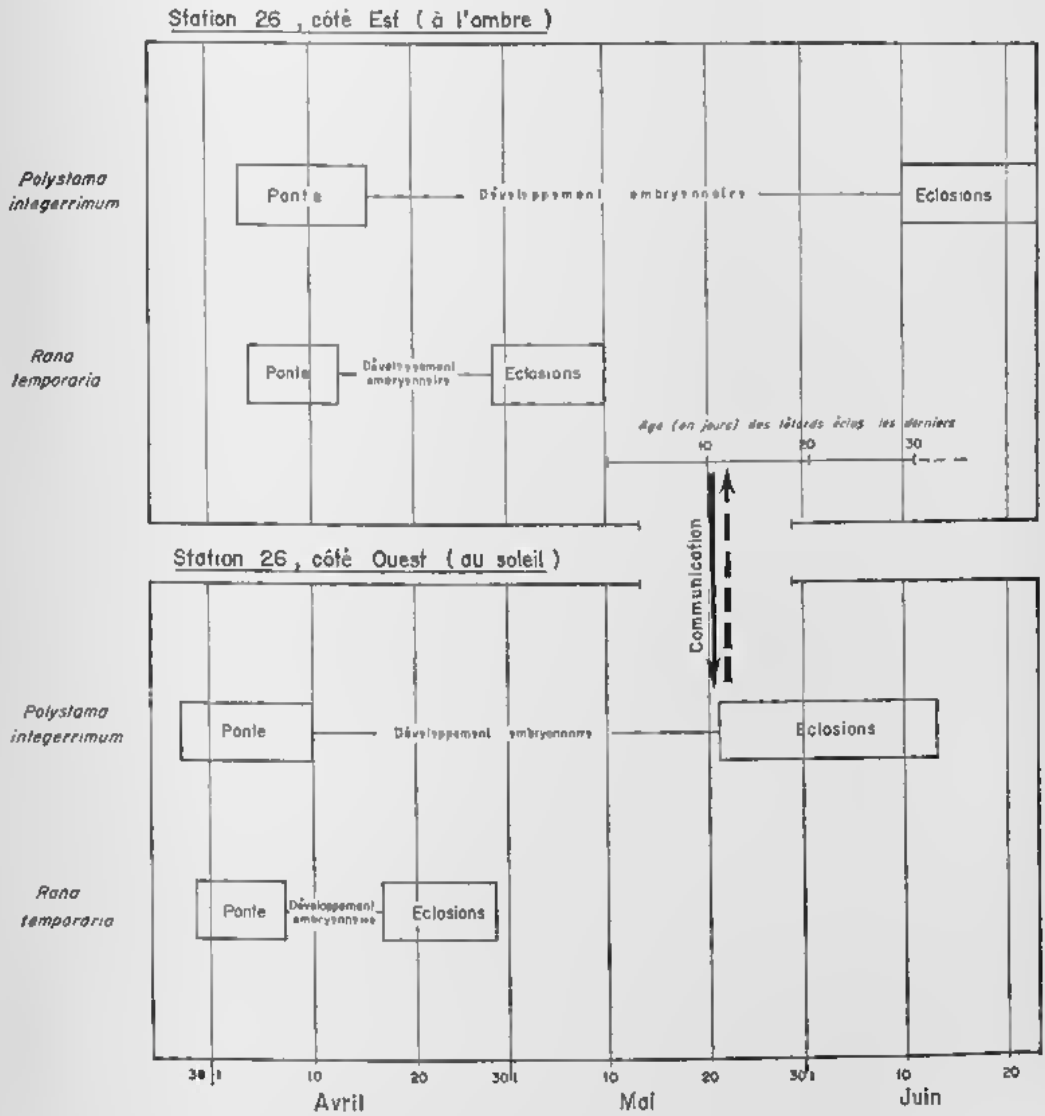


FIGURE 32

Schéma théorique des phénomènes d'infestation pouvant provoquer l'apparition de néoténiques à la station 26, d'après les observations effectuées en 1966

Les communications entre les différentes régions de la mare sont largement ouvertes. Un courant très léger entraîne de proche en proche d'innombrables très jeunes têtards et nous pensons que leur infestation se fait dans les mêmes conditions qu'à Porté.

Les autres biotopes de ponte que nous avons étudiés, et où la génération néoténique ne semble pas exister, présentent des conditions beaucoup plus uniformes; c'est le cas, par exemple, de la station 36, que nous avons décrite plus haut (p. 17), et de toutes les stations où les grenouilles pondent dans l'eau même de l'étang.

Source : MNHN, Paris

En résumé, pour que la génération néoténique apparaisse dans le cycle de *P. integerrimum*, il est nécessaire qu'un processus particulier permette aux larves nageantes de rencontrer les très jeunes têtards. Ce processus suivant les régions, doit être réalisé :

— *soit par l'étalement des arrivées de grenouilles dans le lieu de ponte;*
— *soit par une hétérogénéité thermique de l'eau du biotope.*

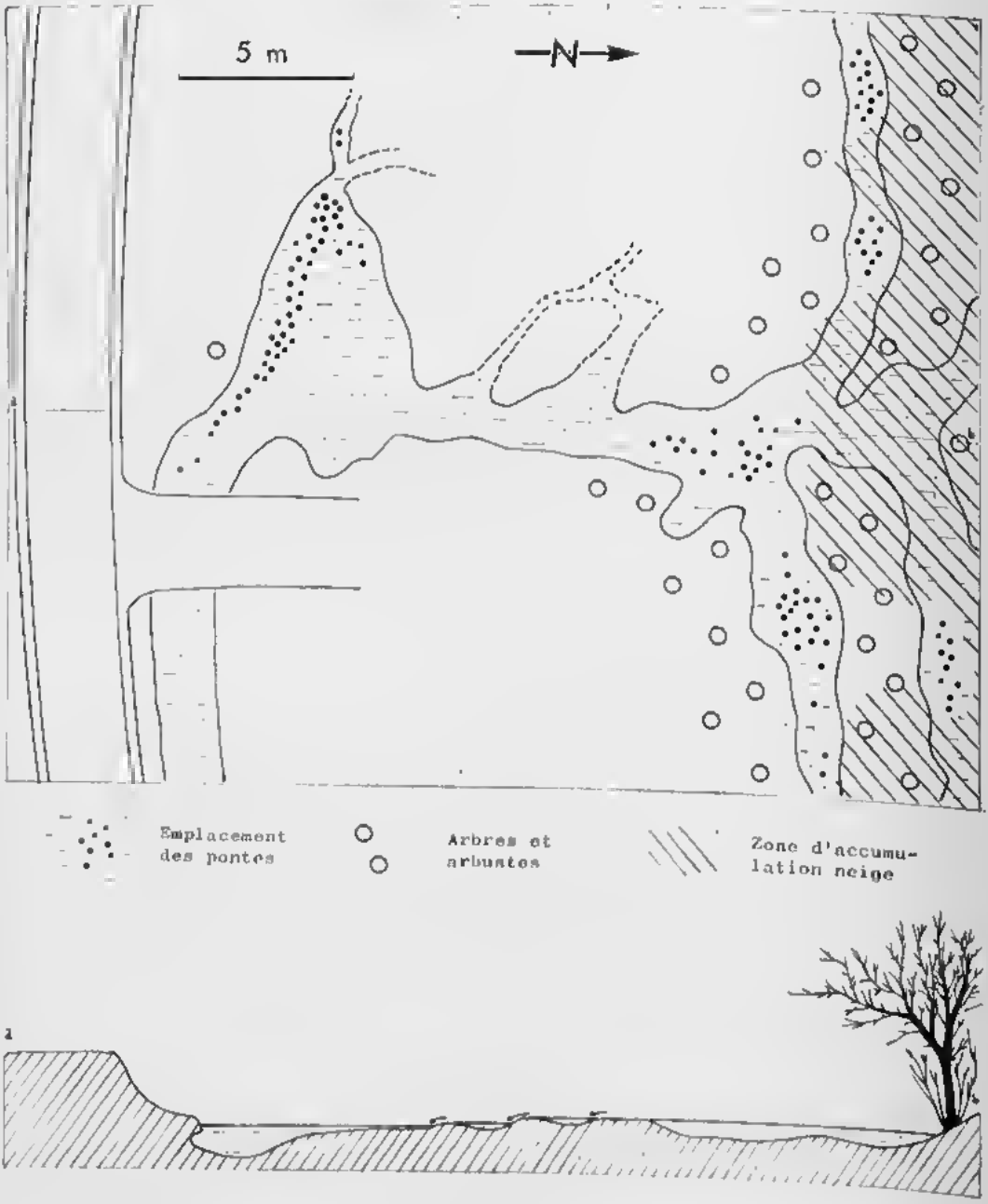


FIGURE 33

Plan partiel et coupe de la station 27

Nous avons montré, à la fois par l'expérience et par l'observation sur le terrain que, dans les stations pyrénéennes, les chances de développements néoténiques sont très faibles car la première de ces conditions n'est normalement pas remplie et la seconde ne peut l'être que par une disposition particulière du lieu de ponte.

Source : MNHN, Paris

On doit en conclure que, statistiquement, la génération néoténique n'est pas nécessaire à la survie de *P. integerrimum*, certaines stations, parmi les plus riches en parasites, ne nous ayant jamais livré un seul néoténique.

Caractéristiques de l'infestation par les larves à croissance lente.

Nous avons effectué à intervalles réguliers des prélèvements de têtards dans nos biotopes habituels. Ces têtards ont été disséqués et les larves comptées.

Les résultats obtenus pour les diverses stations sont homogènes, les différences se limitant à des décalages dans le temps en fonction de l'altitude (voir p. 18 et fig. 2).

D'une manière générale, les larves à croissance lente apparaissent environ un mois après les premières éclosions de têtards et l'intensité de l'infestation s'accroît régulièrement.

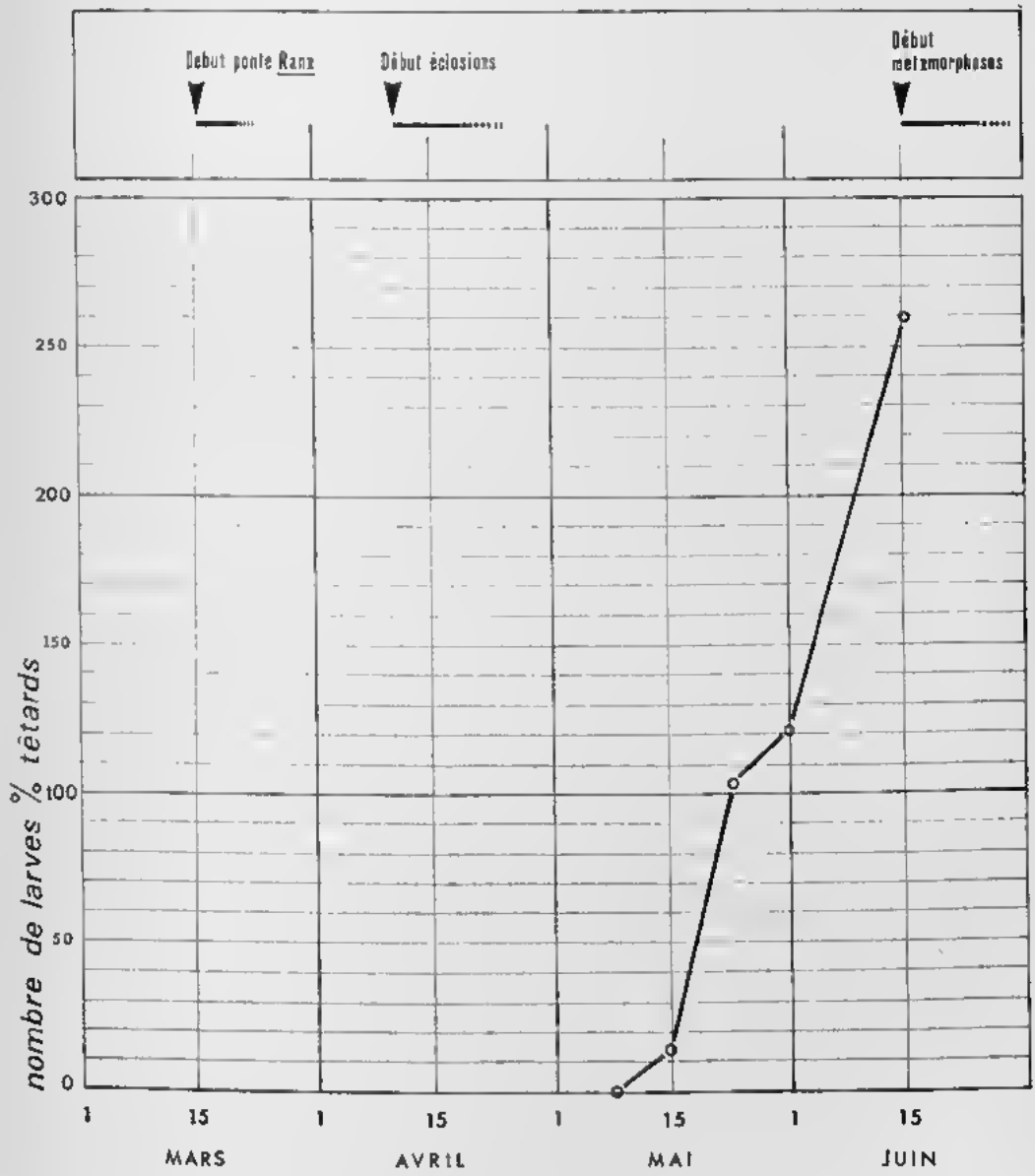


FIGURE 34

Polystoma integerrimum

Caractéristiques de l'infestation par les larves à croissance lente, d'après les prélèvements effectués à la station 27

Source : MNHN, Paris

pendant le mois qui suit, c'est-à-dire jusqu'au moment des premières métamorphoses. La figure 34 indique la courbe obtenue d'après les prélèvements effectués à la station 27 (mare de Porta); chacun des prélèvements comportait 100 têtards. Nous n'avons jamais observé la courbe à deux maxima dessinée par SAVAGE dans la région londonienne, ce qui confirme que les très rares néoténiques apparus dans nos stations ne jouent aucun rôle important dans l'épidémiologie du Polystome.

Comparaison avec le cycle dans les autres régions de l'Europe.

Nous avons schématisé (fig. 35) l'ensemble des phénomènes que nous avons observés dans nos stations situées aux environs de 1.600 m d'altitude sans tenir compte des exceptionnels néoténiques. Cette figure est inspirée de la représentation que BYCHOWSKY (1958) a donné pour le cycle de *P. integerrimum*, d'une part d'après les indications de GALLIEN (1935) pour la France, d'autre part d'après ses propres observations dans le Nord de l'U.R.S.S. Nous reproduisons ces deux schémas de BYCHOWSKY (fig. 36 et fig. 37) pour permettre la comparaison du cycle de *P. integerrimum* suivant les régions où il a été étudié. Cette comparaison fait ressortir que le cycle dans les Pyrénées est caractérisé par :

a. La disparition de la génération néoténique;

b. Une période de ponte des grenouilles débutant environ 15 jours plus tard que dans la région parisienne mais environ 45 jours plus tôt que dans la région de Léningrad;

c. Une période d'infestation des têtards survenant environ 30 jours plus tard que dans la région parisienne, et à peu près à la même date que dans la région de Léningrad.

Les différences entre les observations de la région parisienne et les Pyrénées (à 1.600 m) sont conformes à la logique; elles traduisent, aussi bien pour la ponte des grenouilles que pour l'éclosion des larves du parasite, l'influence du climat rigoureux des régions montagneuses. Dans celles de nos stations qui sont situées aux alentours de 1.400 m d'altitude, les observations se rapprochent beaucoup de celles de GALLIEN; au contraire, dans les stations plus élevées (à 2.200 m la ponte de *R. temporaria* a lieu vers le 10 juin), le retard de l'ensemble des phénomènes est aggravé.

Par contre, il existe une contradiction entre les observations faites en France (GALLIEN et nous-mêmes) et les observations faites en U.R.S.S. par BYCHOWSKY. La comparaison des figures 35, 36 et 37 montre que cette contradiction provient de la durée de développement indiquée pour les œufs de Polystome dans la nature :

— d'après GALLIEN (1935), cette durée est de 50 à 55 jours;

— d'après l'ensemble de nos observations, nous la fixons à 50 à 80 jours, suivant les caractéristiques du biotope;

— d'après BYCHOWSKY (1958), elle serait de 18 à 20 jours.

Ajoutons que ZELLER (1872) estime que cette durée va de 8 à 12 semaines (56 à 84 jours) en Allemagne, et qu'on peut déduire des graphiques de SAVAGE (1950, 1961) qu'elle serait de 45 à 75 jours en Angleterre.

Dans cet ensemble de données, celles de BYCHOWSKY sont franchement en désaccord avec celles des autres auteurs (BYCHOWSKY a pris conscience de la différence entre les chiffres qu'il indique et ceux de GALLIEN, puisqu'il souligne que les données de ce dernier auteur lui semblent improbables).

Il nous semble que ce sont les données de BYCHOWSKY qui sont peu vraisemblables car une durée de développement des œufs de Polystome égale à 20 jours correspond (fig. 28) à une température *moyenne* de 16° environ. Nous doutons que l'eau des mares de la région de Léningrad soit, en avril-mai, à une température aussi élevée.

Il faut cependant se garder d'une comparaison trop rigide entre les observations faites dans des régions différentes. La comparaison, qu'il s'agisse de l'apparition des néoténiques ou des caractéristiques générales de l'infestation, doit être faite à l'échelle du biotope avant d'être faite à l'échelle de la région. GALLIEN, qui avait déjà observé des différences dans le cycle suivant les lieux et suivant les années, écrivait : « Ces variations s'expliquent par des causes locales, dont les éléments sont très complexes... Les influences locales peuvent décaler les différents processus de reproduction dans un sens ou dans l'autre. Les variations annuelles de la température, la nature du climat et la latitude modifient donc l'allure de ce processus »,

Source : MNHN, Paris

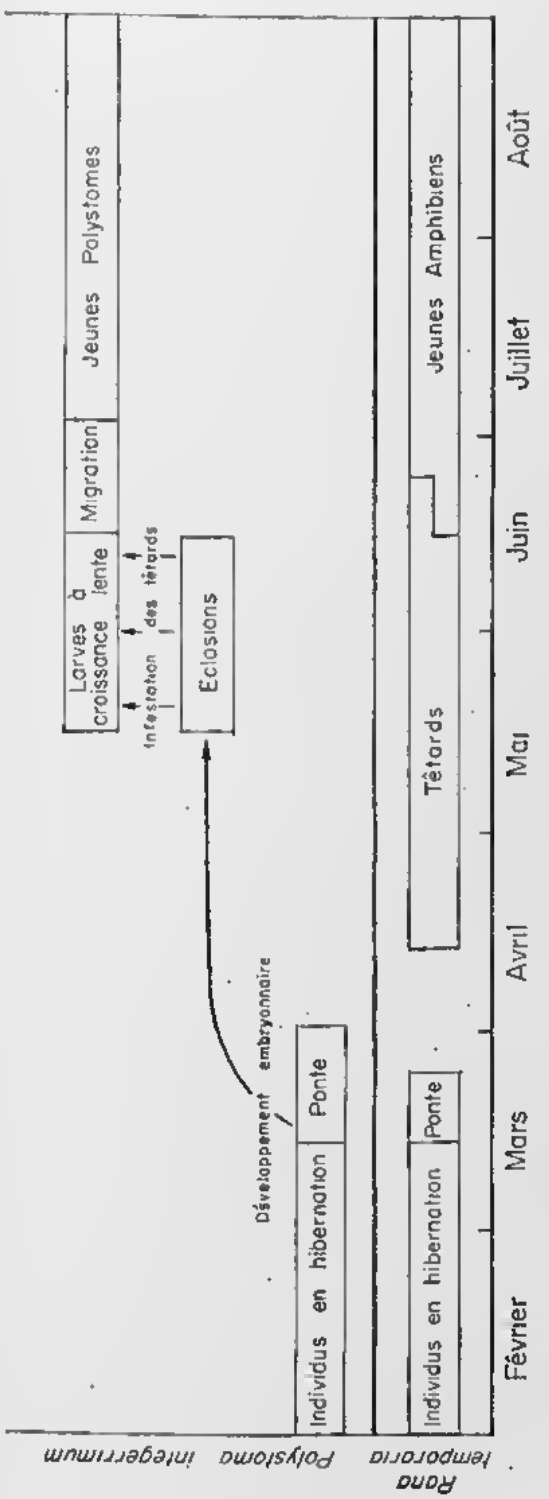


FIGURE 35

Représentation schématique du cycle biologique de *Polystoma integerrimum*, dans l'est des Pyrénées, à l'altitude de 1.600 mètres

Source : MNHN, Paris

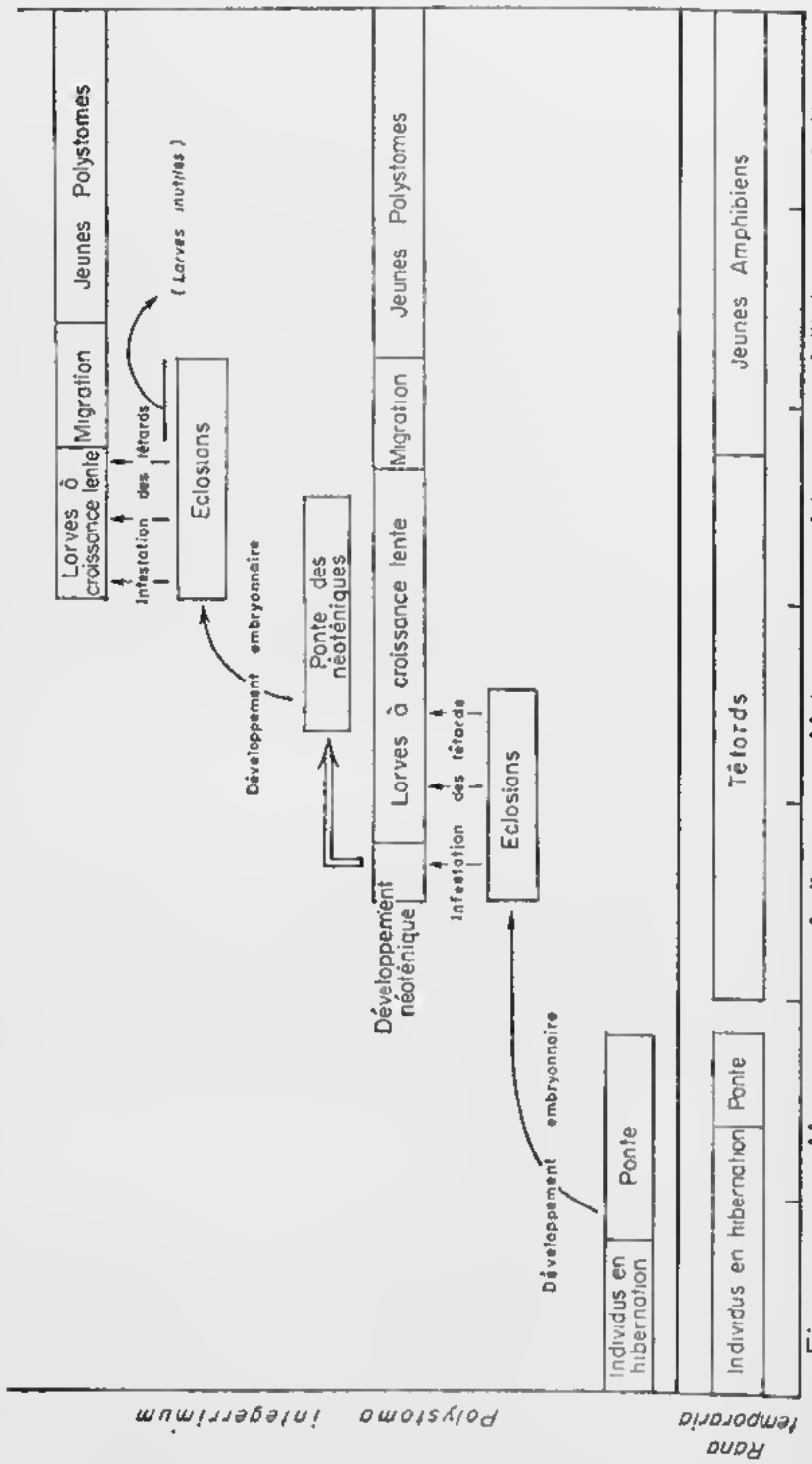


FIGURE 36

Représentation schématique du cycle biologique de *Polystoma integerrimum*, dans la région parisienne (d'après Bychowsky, 1958, selon les données de Gallien, 1935)

Source : MNHN, Paris

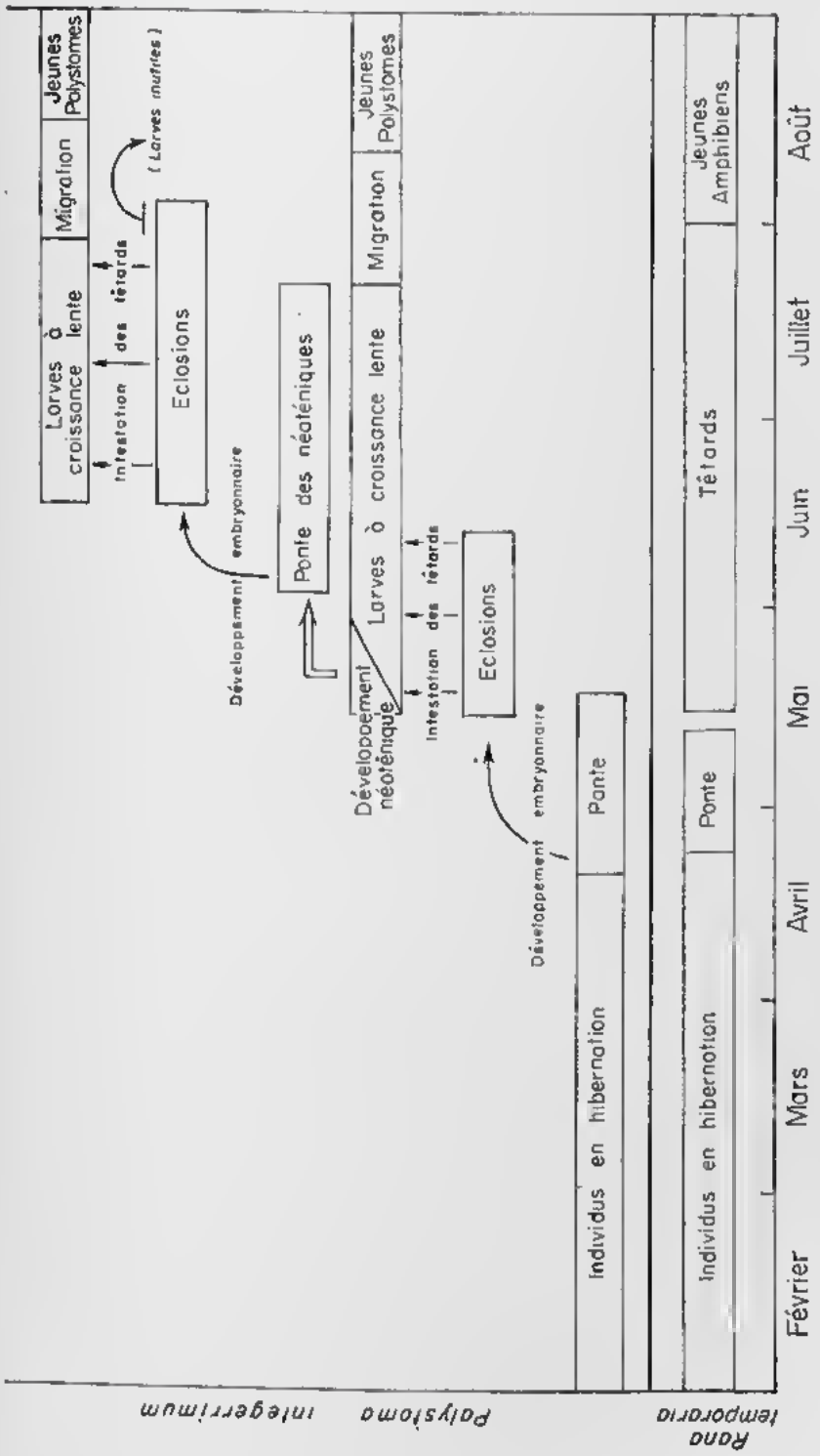


FIGURE 37

Représentation schématique du cycle biologique de *Polystoma integerrimum*, dans la région de Léningrad (d'après Bychowsky, 1958)

Source : MNHN, Paris

2. *POLYSTOMA PELOBATIS*

Le problème essentiel que nous avons envisagé à propos de *P. integerrimum* ne se pose pas pour *P. pelobatis*. Chez ce dernier, la production de néoténiques n'est pas soumise à des conditions strictes de comportement ou d'environnement, puisque les larves gyrodactyloïdes I ou II suivent l'évolution néoténique sur des têtards d'âges très variés.

Nous savons que le cycle sexuel de cet Amphibien peut comporter deux pontes annuelles, l'une en octobre, l'autre en février-mars. Nous savons également que le Polystome du Pélobate montre lui aussi deux pontes annuelles, aux mêmes périodes que son hôte.

Cette double ponte annuelle de l'hôte et du parasite entraîne des phénomènes d'infestation complexes, que nous décrivons d'après nos observations dans les mares de Saint-Estève (France) et de San Clemente (Espagne).

Pour clarifier le problème, nous envisagerons d'abord séparément la destinée de la ponte d'automne et la destinée de la ponte de printemps. Les dates que nous indiquons sont données principalement d'après nos observations de 1965-1966; il va de soi que des décalages d'ensemble peuvent se produire suivant les années. Nous limitons la précision de ces dates à la quinzaine, toute précision plus grande risquant d'être très fragile.

a. Destinée de la ponte automnale (hôte et parasite) :

— fin octobre : ponte simultanée du Pélobate et du Polystome; la ponte de ce dernier se poursuit pendant deux à trois semaines.

— fin novembre : éclosion des œufs du Pélobate (têtards A, fig. 38);

— début janvier à début février : éclosion des œufs du Polystome et infestation des têtards. Ces larves donnent toutes des néoténiques;

— début février à fin mars (au moins) : maturité et ponte des néoténiques (le néoténique *ovigère* le plus précoce a été recueilli le 8 février);

— mi-avril à juin (au moins) : éclosion des larves issues des œufs des néoténiques et infestation des têtards. Ces larves, ou bien donnent des néoténiques sur les têtards de la ponte de printemps (2e génération), ou bien restent, au moins en partie, des larves à croissance lente sur les têtards de la ponte d'automne. Les œufs pondus par la deuxième génération de néoténiques donnent des larves à croissance lente sur l'ensemble des têtards.

b. Destinée de la ponte printanière (hôte et parasite) :

— fin février : ponte simultanée du Pélobate et du Polystome; la ponte de ce dernier se poursuit pendant deux à trois semaines;

— mi-mars à fin mars : éclosion des œufs du Pélobate (têtards P, fig. 38);

— mi-avril à fin mai : éclosion des œufs du Polystome et infestation des têtards. Ces larves donnent des néoténiques sur les têtards de la ponte de printemps et, au moins en partie, des larves à croissance lente sur les têtards de la ponte d'automne;

— mi-mai à juillet : maturité et ponte des néoténiques;

— à partir de mi-juin : éclosion des larves issues des œufs de néoténiques et infestation des têtards. Ces larves donnent des larves à croissance lente, sur l'ensemble des têtards.

Dans la réalité, on se rend compte à quel point les phénomènes s'interpénètrent puisque les phénomènes décrits en *a* et *b* ont lieu côte à côte dans le même biotope. A un certain moment les têtards issus des deux pontes et des larves issues tant de la ponte des parasites adultes que de celle de néoténiques de diverses générations se trouvent en présence les uns des autres.

Lorsqu'on dissèque un lot de têtards vers la fin du printemps, on rencontre des larves à tous les stades, au point qu'on ne peut distinguer à la dissection les larves gyrodactyloïdes récemment fixées, qui vont peut-être évoluer en néoténiques des éventuelles larves à croissance lente. Pour citer un exemple de cette coexistence de stades très différents, nous donnons les résultats d'une statistique réalisée le 27-5-1966 à San Clemente, portant sur 144 parasites recueillis sur 100 têtards (dont 68 infestés). Nous avons dénombré :

— larves gyrodactyloïdes récemment fixées ou bien du type à croissance lente... 23
— larves ayant absorbé du sang mais n'ayant pas encore de ventouses (ressemblant à des métagyrodactyloïdes)..... 36
— larves montrant un début de formation des deux premières ventouses..... 4
— larves montrant deux ventouses..... 10

Source : MNHN, Paris

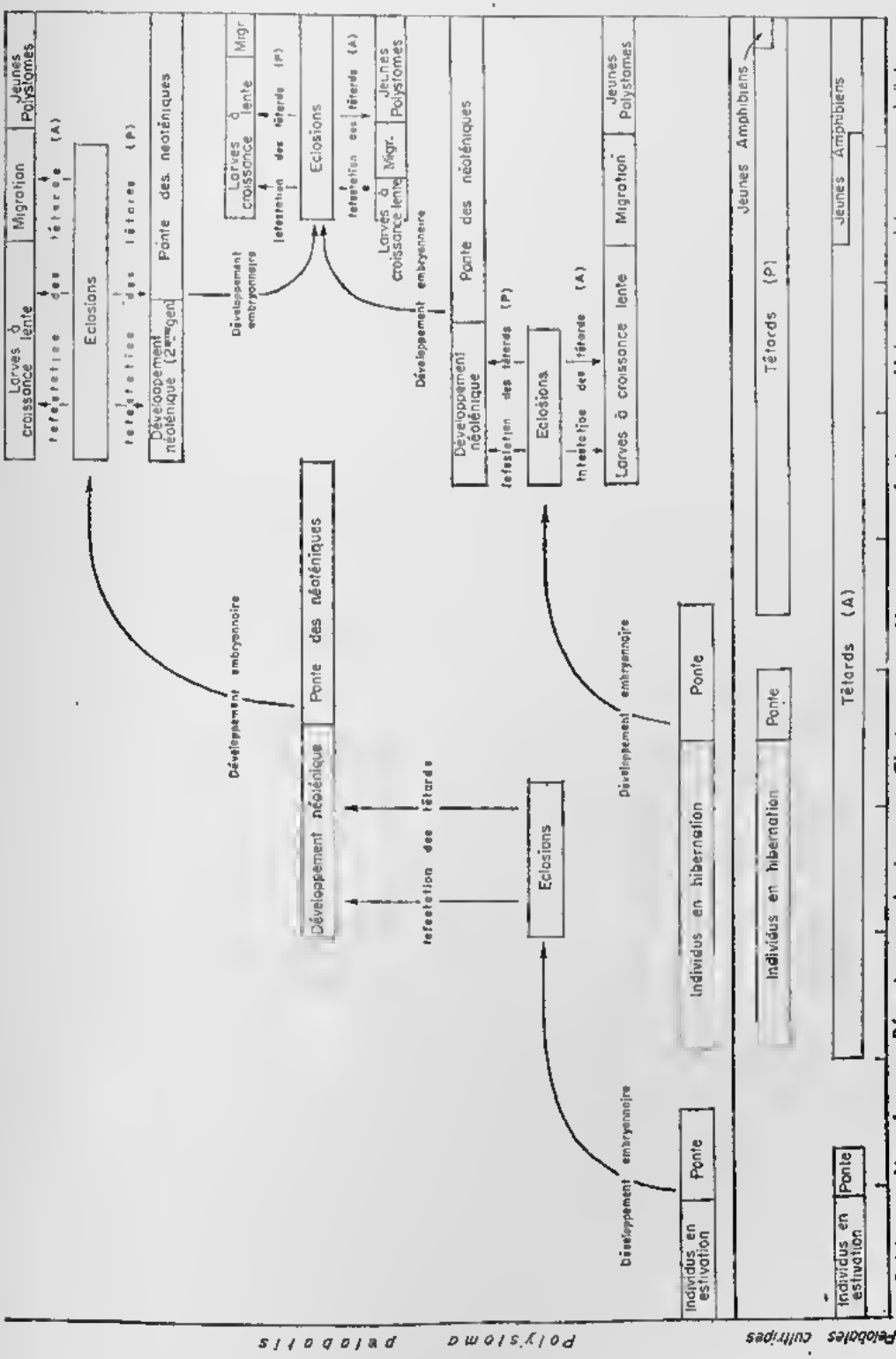


FIGURE 38

Représentation schématique du cycle biologique de *Polystoma pelobatis*, dans le Sud de la France (Rousseillon)

Source : MNHN, Paris

— larves montrant deux ventouses et un début de formation de deux autres.... 4
— larves montrant quatre ventouses..... 29
— larves montrant quatre ventouses et un début de formation de deux autres.. 8
— larves montrant six ventouses (néoténiques non ovigères)..... 24
— néoténiques ovigères..... 6

L'ensemble du cycle tel que nous le décrivons est le résultat d'une succession d'observations sur le terrain et de dissections au laboratoire. Nous avons vérifié qu'il est en accord avec les durées de développement des œufs de Pélobate et des œufs de *P. pelobatis;* ces durées ont été recherchées expérimentalement comme dans le cas de *P. integerrimum* et sont traduites par les courbes de la figure 28.

Nous avons résumé dans la figure 38, de même inspiration que celles de Bychowsky, le déroulement complexe du cycle de *P. pelobatis* dans notre région, dans le cas où une ponte de printemps succède à une ponte automnale, donc en année humide. On peut voir à quel point, à certaines périodes, de nombreux processus différents se déroulent conjointement dans le même biotope.

3. *POLYSTOMA GALLIENI*

Le cas de *P. gallieni*, à la suite de nos recherches expérimentales, se présente comme susceptible de poser des problèmes analogues à ceux que nous a posé *P. integerrimum*, puisque comme chez celui-ci, les larves n'évoluent en néoténiques que sur des têtards très jeunes.

Dans tous nos biotopes (mares de Saint-Estève, de Palaja, du Chardonnet), la forme néoténique est abondante (18 à 30 néoténiques ovigères recueillis pour 100 têtards).

Nous pensons qu'il ne faut pas chercher l'explication de leur présence ailleurs que dans la non-simultanéité des pontes du parasite et de l'hôte et dans l'étalement de la ponte de la rainette, que nous avons déjà signalés.

En effet, on a :

— d'une part, un parasite dont les larves n'évoluent en néoténiques que sur des têtards très jeunes (cas *identique* à celui de *P. integerrimum*);
— mais d'autre part, un hôte dont la ponte commence après celle du parasite et s'étale sur un mois et demi (cas *différent* de celui de *R. temporaria* dans nos régions).

Le décalage des éclosions permet aux larves de Polystomes issus des œufs les premiers pondus d'infester les jeunes têtards issus des pontes tardives.

C'est ici le comportement de l'Amphibien qui permet le développement des néoténiques de *P. gallieni*, tout comme le comportement de *R. temporaria* (étalement de la ponte) le permet à *P. integerrimum* dans le Nord de l'Europe. L'environnement n'intervient pas comme facteur déterminant dans l'apparition de la génération néoténique.

En tenant compte de nos observations sur le comportement de l'hôte et des dissections de têtards provenant des stations citées plus haut, on peut résumer ainsi le cycle de *P. gallieni* dans nos régions (comme pour les cycles précédents, nous ne cherchons pas à atteindre une précision supérieure à la semaine) :

— fin février-début mars : sortie d'hibernation des rainettes et ponte des Polystomes; celle-ci se poursuit deux à trois semaines;
— fin mars à mi-mai : ponte des rainettes;
— mi-avril à fin mai : éclosion des œufs de rainettes;
— fin-avril à fin mai : éclosion des œufs de Polystomes. Ces larves donnent des néoténiques sur les têtards très jeunes et restent des larves à croissance lente sur les autres;
— à partir de fin mai : maturité et ponte des néoténiques;
— à partir du 10 juin : éclosion des œufs de néoténiques. Les larves restent du type à croissance lente.

Ces données sont résumées dans la figure 39. Elles sont en accord avec les recherches expérimentales (courbes de la fig. 28).

Source : MNHN, Paris

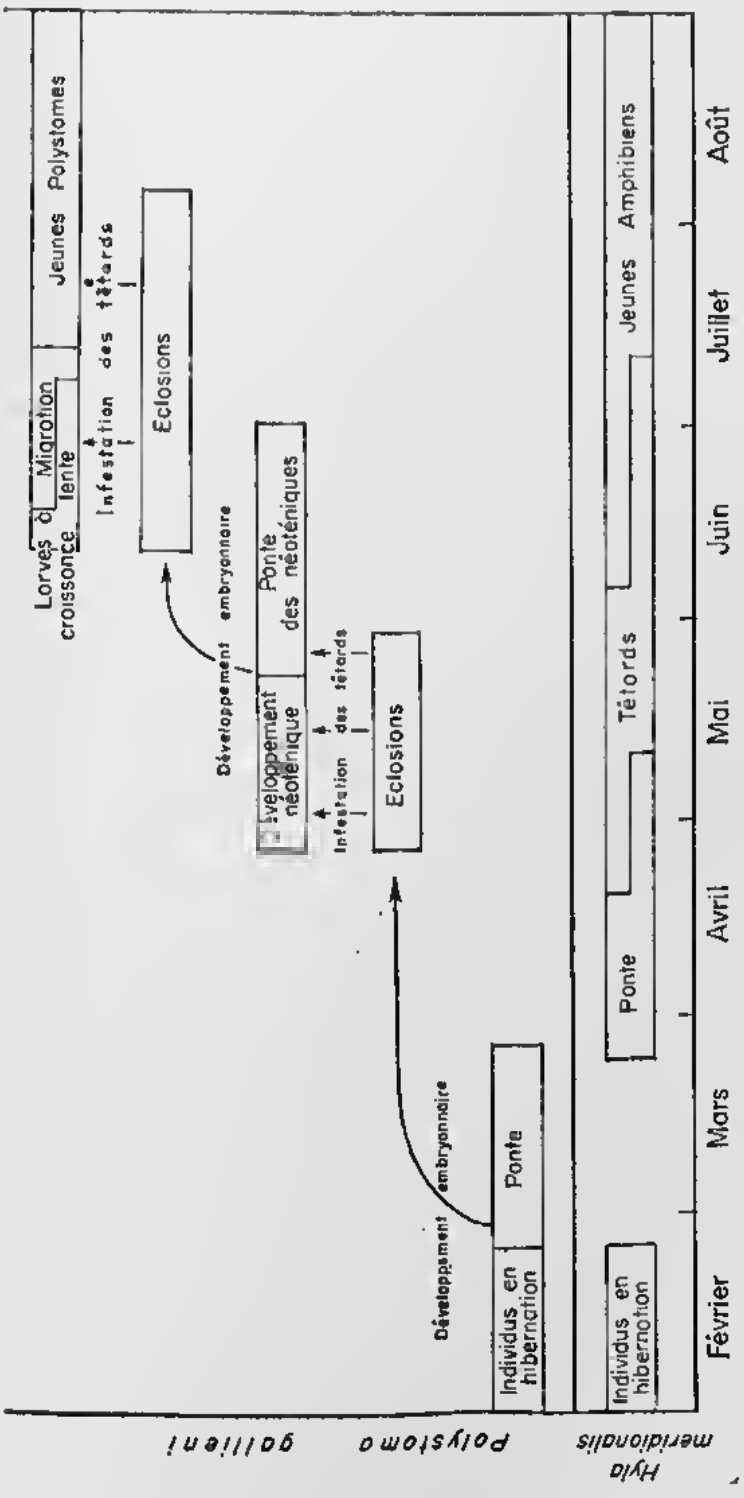


FIGURE 39

Représentation schématique du cycle biologique de *Polystoma gallieni*, dans le Sud de la France (Roussillon)

Source : MNHN, Paris

Mais nos statistiques nous ont permis de faire deux remarques supplémentaires :

a. Au mois de mai, avant que ne soient apparues les larves gyrodactyloïdes II, on s'attendrait à trouver, aux côtés des néoténiques, un certain nombre de larves à croissance lente, issues des larves gyrodactyloïdes I fixées sur des têtards trop âgés. Or, ce pourcentage est très faible.

Le 31-5-1966, sur 100 têtards provenant de la mare du Chardonnet, 44 sont parasités par, au total :

18 néoténiques ovigères;
23 néoténiques impubères;
2 larves à croissance lente.

Nous en concluons que la plupart des larves gyrodactyloïdes I qui n'évoluent pas en néoténiques finissent par disparaître avant la métamorphose des têtards. *Pratiquement*, on peut supposer que *tous les Polystomes adultes sont issus de larves gyrodactyloïdes II.* Le fait est important et nouveau, pour la compréhension de la biologie des Polystomes. Nous l'avions soupçonné d'après les résultats des infestations en laboratoire, mais nous avions pensé que la disparition progressive des larves gyrodactyloïdes I pouvait être due à des conditions expérimentales plus ou moins défectueuses.

b. Dès la mi-juin, il se produit, en même temps qu'une brutale inflation du nombre de larves à croissance lente (dûe aux gyrodactyloïdes II), une diminution très nette du nombre de néoténiques. On peut en déduire qu'après leur ponte, les néoténiques sont rapidement éliminés.

Le 17-6-1966, soit 18 jours après l'observation précédemment citée, sur 100 têtards provenant du même biotope, 78 sont parasités par :

8 néoténiques ovigères;
7 néoténiques impubères;
395 larves à croissance lente.

La figure 42 traduit en un graphique frappant, d'une part l'apparition des larves à croissance lente, d'autre part la disparition des néoténiques.

On voit que chez *P. gallieni*, dont la biologie est très voisine de celle de *P. integerrimum*, la génération néoténique paraît beaucoup plus importante dans notre région que chez cette dernière espèce, pour la réalisation du cycle, puisque tous les Polystomes adultes paraissent provenir des larves gyrodactyloïdes II.

S'il est aisé d'étudier les variations de l'infestation au cours de la vie du têtard, il est beaucoup plus délicat d'étudier cette variation chez l'adulte.

En effet, une fois le ou les Polystomes parvenus dans la vessie, deux processus contradictoires interviennent : défaunation par accident ou par vieillissement des parasites, apparition de nouveaux parasites à la suite du cycle interne.

La difficulté de connaître l'âge exact des Amphibiens au-delà de la troisième année empêche de donner pour l'instant une réponse à ce problème.

En ce qui concerne l'infestation des Amphibiens adultes, on ne peut bien entendu parler de variation saisonnière. Cependant, nos recherches à la station 30 (voir p. 216) montrent (fig. 19) que *P. integerrimum* est moins abondant chez les *R. temporaria* de la fraction sédentaire que chez celles de la fraction migrante. Nous ne donnons pas d'explication à ce phénomène qui n'est sûrement pas lié directement au sexe. La statistique portant sur 2.580 *R. temporaria* indique en effet que 23,31 % des mâles et 24,67 % des femelles (différence non significative) abritent des Polystomes dans notre région.

C. *COMPORTEMENT DES LARVES DANS LA CAVITÉ BRANCHIALE*

Les larves de Polystomes sont capables de se déplacer dans la cavité branchiale et donc, théoriquement, de passer d'un côté à l'autre de celle-ci. Cependant, à la dissection on se rend compte que les larves occupent préférentiellement certains emplacements. Nous avons cherché à préciser statistiquement cette répartition.

La position des larves chez chaque têtard disséqué a été notée par un schéma de la cavité branchiale vue par la face ventrale. Par la suite, nous avons regroupé sur un seul schéma les résultats de tous les têtards d'un même prélèvement. Le schéma cumulatif ainsi réalisé permet de voir d'un simple coup d'œil les endroits qui sont occupés le plus fréquemment par les larves.

Source : MNHN, Paris

1. LARVES DE *POLYSTOMA INTEGERRIMUM*

Pour les larves de *P. integerrimum*, cette statistique concerne seulement les larves à croissance lente, vu l'extrême rareté des néoténiques (précisons que nous avons rencontré ceux-ci du côté opposé au spiracle).

Des observations ont été faites pour quatre prélèvements successifs à la station 27 (mare de Porta), prélèvements dont les caractéristiques générales sont groupées dans le tableau 14; nous rappelons que les abréviations c.o.s. et c.s. signifient respectivement « côté opposé au spiracle » et « côté du spiracle ».

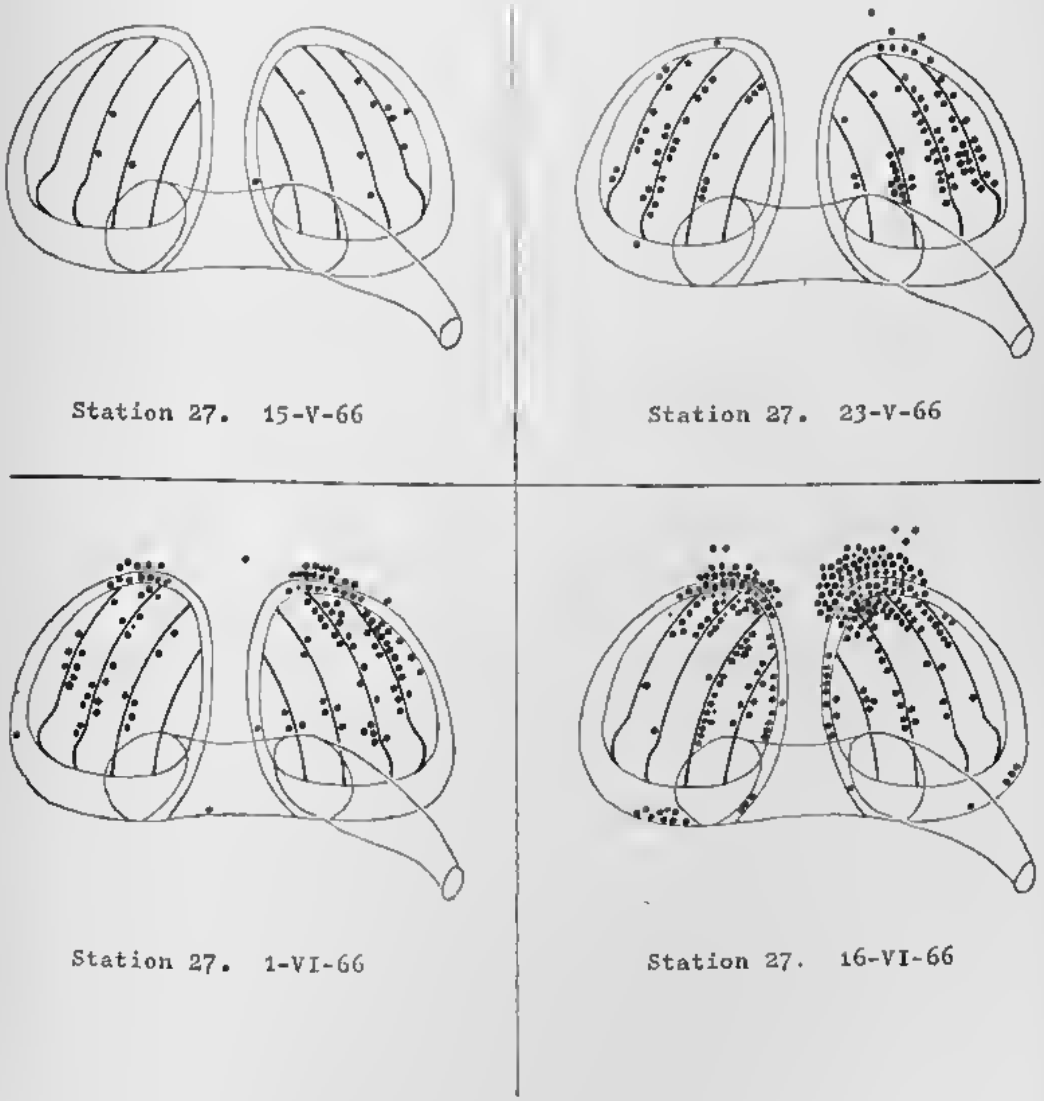


FIGURE 40

P. integerrimum

Distribution des larves dans la cavité branchiale (toutes les larves indiquées sont du type à croissance lente)

La figure 40 représente les schémas cumulatifs obtenus pour ces quatre prélèvements d'après la situation des larves dans la cavité branchiale. Elle montre que les larves sont plus nombreuses du côté du spiracle que du côté opposé au spiracle (au total, 301 larves du côté du spiracle contre 193 du côté opposé, soit approximativement 3/5 contre 2/5). Cette observation n'est valable que dans les infestations naturelles, car, dans les infestations réalisées au

Source : MNHN, Paris

laboratoire, nous avons, comme GALLIEN (1935, p. 57), compté la majorité des larves du côté opposé au spiracle. En gardant plusieurs semaines au laboratoire des têtards infestés dans la nature, nous avons cherché à savoir si certaines larves allaient changer de côté; il n'en est rien, et, à la dissection de ces têtards, nous avons continué à observer la majorité des larves du côté du spiracle. Cela permet de supposer que le « choix » de l'un des côtés de la cavité branchiale se fait au moment de l'infestation d'une manière définitive pour la plupart des larves.

Date	Nombre de têtards examinés	Nombre de têtards parasités	Nombre de larves fixées c. o. s.	Nombre de larves fixées c. s.	Nombre total de larves fixées
15-V-1966.....	100	9	3	10	13
23-V-1966.....	100	55	36	67	103
1-VI-1966.....	100	56	43	76	119
16-VI-1966....	100	76	111	148	259

TABLEAU 14

Dans les prélèvements les plus tardifs, la majorité des larves se trouve vers l'avant de la cavité, souvent même en dehors des arcs branchiaux. Il semble, à mesure que le têtard grandit, que les larves cherchent refuge dans les endroits les moins fortement touchés par le courant d'eau; on remarque, en effet, un certain nombre de larves également en dehors des arcs branchiaux, mais tout à fait en arrière de la cavité branchiale. Nous pensons que ce « déplacement » vers l'avant n'a rien à voir avec le processus de migration des larves en direction de la vessie, mais indique le choix momentané par les larves des micro-milieux les plus favorables. Il est d'ailleurs possible que les larves ne se déplacent guère une fois parvenues à un emplacement donné. L'impression du « déplacement collectif » vers l'avant peut provenir du rassemblement à cet endroit des larves fixées les dernières. On peut penser que suivant l'âge du têtard, et peut-être la violence des courants autours des arcs branchiaux, les larves, au moment de l'infestation, ne vont pas s'installer aux mêmes endroits.

L'ensemble de ces observations laisse penser que la situation des larves à croissance lente dans la cavité branchiale (soit d'un côté, soit de l'autre, soit sur les arcs branchiaux, soit en dehors), dépend des micro-milieux qui règnent dans cette cavité *au moment de l'infestation*, et non pendant la suite de la vie branchiale.

Des prélèvements périodiques effectués dans les stations **3, 7, 8, 9, 26, 30, 31, 36** ont donné des résultats en accord avec ceux de la station **27**.

2. LARVES DE *POLYSTOMA PELOBATIS*

Pour les larves de *P. pelobatis*, nous avons noté la position, d'une part de l'ensemble des larves, d'autre part des néoténiques ovigères.

Les observations ont été faites pour deux prélèvements successifs à la station de San Clemente (Espagne) prélèvements dont les caractéristiques générales sont groupées dans le tableau 15.

Pour chacun des côtés de la cavité branchiale nous donnons deux chiffres; le premier indique l'ensemble des larves recensées, le second (entre parenthèses) indique le nombre de néoténiques ovigères. Par ensemble des larves nous entendons les larves à croissance lente, les néoténiques en voie de développement et les néoténiques ovigères eux-mêmes.

La figure 41 montre les schémas cumulatifs obtenus pour ces deux prélèvements, d'une part d'après la situation de l'ensemble des larves, d'autre part d'après la situation des seuls néoténiques ovigères.

Ces schémas permettent de faire trois remarques :

a. Statistiquement, il y a davantage de parasites du côté opposé au spiracle que du côté du spiracle;

Source : MNHN, Paris

Date	Nombre de têtards examinés	Nombre de têtards parasités	Nombre de larves fixées c. o. s. Néoténiques ovigères (...)	Nombre de larves fixées c. s. Néoténiques ovigères (...)	Nombre total de larves fixées Néoténiques ovigères (...)
27-V-1966	100	68	77 (6)	67 (0)	144 (6)
22-VI-1966....	100	93	124 (60)	84 (0)	208 (60)

TABLEAU 15

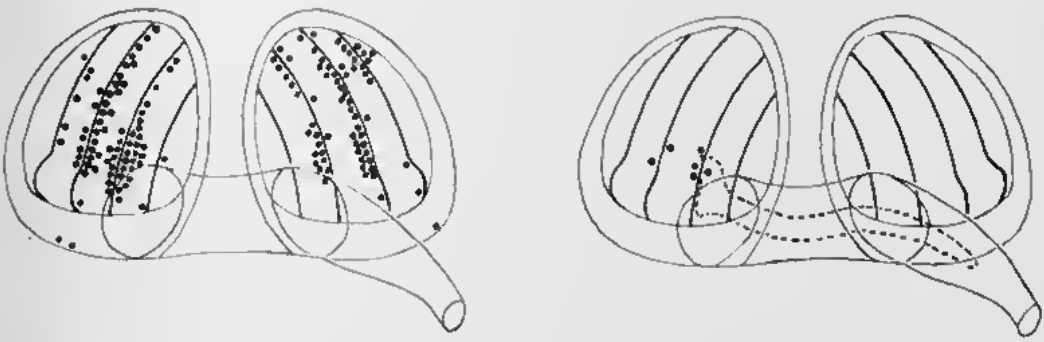


FIGURE 41

P. pelobatis

Distribution des larves dans la cavité branchiale

Source : MNHN, Paris

b. Les arcs branchiaux n° 2 et n° 3 portent beaucoup plus de parasites que les arcs 1 et 4;

c. Les néoténiques ovigères paraissent être toujours du côté opposé au spiracle;

d. Il n'y a pas de déplacement tardif vers l'avant de la cavité brachiale comme chez *P. integerrimum*.

Les remarques *a*, *b* et *c* sont l'indication manifeste de l'existence de micro-milieux très définis à l'intérieur de la cavité branchiale. En ce qui concerne la position des néoténiques ovigères, nous croyons pouvoir proposer l'explication suivante : sur le vivant, nous avons constaté que les néoténiques mûrs ont très fréquemment le corps engagé dans le spiracle et leur région céphalique fait elle-même souvent saillie à l'extérieur; cela s'observe facilement dans un aquarium contenant des têtards porteurs de néoténiques. Leur situation est alors celle que nous indiquons en pointillé dans l'un des schémas de la figure 41. On peut voir que le néoténique a ainsi une position qui paraît plus « naturelle » et lui offrant davantage de place que s'il était fixé du côté du spiracle.

Des prélèvements périodiques effectués dans les stations de Saint-Estève (Pyrénées-Orientales) et Ouveillan (Aude) ont donné des résultats en accord avec ceux de la station de San Clemente.

3. LARVES DE *POLYSTOMA GALLIENI*

Comme pour l'espèce précédente, nous avons noté la position de l'ensemble des larves et, séparément, celle des néoténiques ovigères.

Les observations concernent deux prélèvements successifs à la station du Chardonnet (Hérault), prélèvements dont les caractéristiques générales sont groupées dans le tableau 16.

Date	Nombre de têtards examinés	Nombre de têtards parasités	Nombre de larves fixées c. o. s. *Néoténiques ovigères* (. . .)	Nombre de larves fixées c. s. *Néoténiques ovigères* (. . .)	Nombre total de larves fixées *Néoténiques ovigères* (. . .)
31-V-1966	100	44	38 (**18**)	5 (**0**)	43 (**18**)
17-VI-1966. . . .	100	74	219 (**8**)	191 (**0**)	410 (**8**)

TABLEAU 16

La figure 42 représente les schémas cumulatifs obtenus pour les deux prélèvements, d'après les positions notées pour l'ensemble des larves et les positions notées pour les néoténiques ovigères. Toutefois, vu le nombre de larves recueillies, le schéma concernant le prélèvement du 17-6-1966 porte seulement sur les 50 premiers têtards disséqués (soit 44 têtards parasités ayant livré 135 larves c.o.s., dont 5 néoténiques, et 127 larves c.s.).

On remarque que :

a. Les larves dans leur ensemble sont situées aussi bien du côté du spiracle que du côté opposé au spiracle;

b. Les néoténiques ovigères paraissent être toujours fixés du côté opposé au spiracle;

c. Il n'y a pas de déplacement vers l'avant de la cavité branchiale, bien que le deuxième prélèvement ait été fait au moment où certaines Rainettes achevaient déjà leur métamorphose. Par contre, d'assez nombreuses larves sont fixées sur les pattes antérieures en formation.

Un dernier fait, que ne traduisent pas ces schémas, est à noter : nous n'avons jamais rencontré qu'un seul néoténique ovigère par têtard; dans un seul cas, nous avons rencontré deux néoténiques bien développés, *mais non encore ovigères*, chez un même têtard; il n'est pas certain que cette coexistence aurait été durable. *Cette observation du « néoténique solitaire » chez P. gallieni rejoint parfaitement nos résultats expérimentaux.* Sachant, d'après cela der-

Source : MNHN, Paris

niers, que plusieurs larves peuvent cependant se fixer en même temps, on peut supposer, soit que tous les néoténiques — sauf un — disparaissent avant leur maturité, soit que la présence de deux ou plusieurs néoténiques parvenus à maturité est léthale pour les têtards.

Ces observations montrent qu'une niche écologique comme la cavité branchiale d'un têtard est loin de présenter des conditions de milieu rigoureusement homogènes : les arcs branchiaux ne sont pas équivalents entre eux, pas plus que ne le sont leur région antérieure

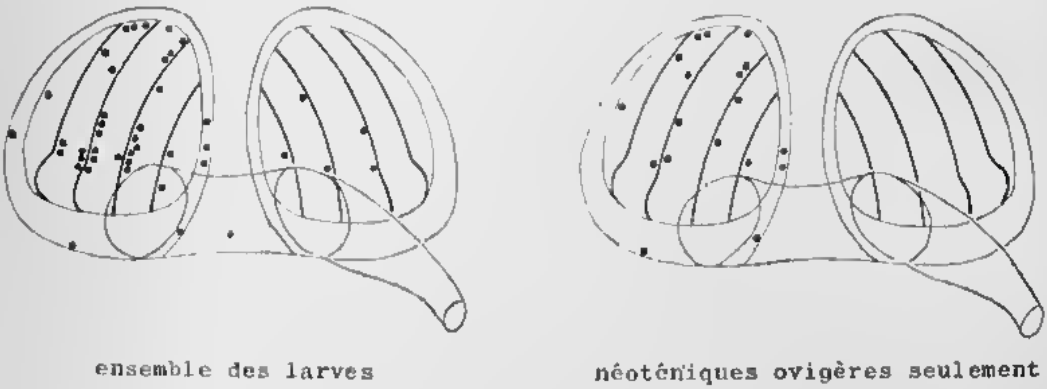


FIGURE 42

P. gallieni

Distribution des larves dans la cavité branchiale

et leur région postérieure, le côté du spiracle et le côté opposé au spiracle. Ces micro-milieux paraissent varier au cours de la croissance du têtard, comme le montre l'exemple de *P. integerrimum*. Dans le cas des néoténiques, il semble que la position latérale du spiracle soit responsable de la dissymétrie observée dans la fixation. Ces observations rejoignent des statistiques concernant des Monogènes adultes parasites de Poissons. Ainsi, MARC (1964, non publié) a montré que certaines espèces du genre *Microcotyle*, parasites de Poissons de mer, se localisaient principalement sur les régions supérieure et inférieure des deux premiers arcs branchiaux.

Source : MNHN, Paris

D. *COMPORTEMENT DES LARVES A LA MÉTAMORPHOSE*

Au moment où l'écologie de l'Amphibien se modifie, le têtard aquatique faisant place à un jeune plus ou moins terrestre, l'écologie du parasite se modifie également.

Tout se passe comme si la larve à croissance lente, jusqu'alors fixée sur les branchies du têtard, se mettait à la recherche d'un milieu liquide à l'intérieur même de son hôte et aboutissait de la sorte à la vessie. Mais, bien que le milieu urinaire soit en effet, le plus voisin (au point de vue physique s'entend) du milieu constitué par la cavité branchiale, il va de soi que cette explication est insuffisante.

Pour comprendre ce phénomène, il est indispensable de connaître avec certitude les modalités de la migration et d'observer comment celle-ci se déclenche.

1. MODALITÉS DE LA MIGRATION

Nous envisagerons la migration dans l'espace, puis dans le temps :

— en ce qui concerne le chemin suivi, deux voies peuvent être proposées *a priori* : par « l'intérieur », en suivant le tube digestif; par « l'extérieur » en rampant sur la peau;

— pour ce qui est du moment de la migration, il y a moins matière à controverse : c'est celui de la métamorphose du têtard, les auteurs s'accordant dans l'ensemble à le faire coïncider avec le début de l'histolyse des filaments branchiaux. Peu de précisions ont, cependant, été données sur sa durée globale, aucune sur sa durée individuelle.

Voie de la migration.

Dans de rares cas, GALLIEN a rencontré, à la dissection des têtards, des larves vivantes qui paraissaient se trouver dans le tube digestif. Frappé par le caractère exceptionnel de cette observation, GALLIEN s'est montré partisan de la migration par le tube digestif, mais en conservant un doute sur cette solution.

A notre tour, possédant un matériel très abondant, provenant tant de nos infestations que des biotopes recensés, nous avons repris l'étude de cette question.

AUTOPSIES DES TÊTARDS EN COURS DE MÉTAMORPHOSE :

500 autopsies de têtards de *R. temporaria*, parasités par des larves de *P. integerrimum*, ont été effectuées pendant la période de métamorphose de ces têtards. Suivant le degré d'avancement de cette métamorphose, nous avons rencontré :

— soit des larves uniquement sur les branchies (chez les têtards — 120 — dont les pattes antérieures n'avaient pas encore percé la cavité branchiale);

— soit des larves à la fois sur les branchies et dans la vessie (chez les têtards — environ 280 — dont les pattes antérieures étaient en train de percer, ou avaient percé depuis moins de 4 jours la cavité branchiale);

— soit des larves uniquement dans la vessie (têtards plus âgés, — une centaine — à queue déjà en voie de régression).

Aucune de ces dissections ne nous a livré de larve, vivante ou non, dans le tube digestif. Or, dans l'hypothèse d'une migration par celui-ci, il est peu concevable que chez les 280 têtards qui nous ont livré des larves à la fois sur les branchies et dans la vessie (donc de toute évidence pendant la période de migration), nous n'ayons surpris aucune larve en cours de déplacement, celui-ci, vu la longueur de l'intestin, devant nécessairement durer un certain temps.

300 autopsies de têtards de *P. cultripes* et 60 de *H. meridionalis* également parasités et en cours de métamorphose, nous ont donné le même résultat négatif.

Ces résultats nous conduisaient à la quasi-certitude que les larves n'effectuaient pas leur migration par le tube digestif. Le problème n'était pas résolu, car nous n'avions pas davantage vu la moindre larve rampant sur la peau des têtards, examinée cependant avec soin.

Source : MNHN, Paris

Préparation des larves à la migration :

Certaines des dissections de têtards de *P. cultripes* et *H. meridionalis* dont il vient d'être question nous ont permis une observation non dénuée d'intérêt. Chez les têtards dont les pattes antérieures sont juste sur le point de faire saillie, tendant la paroi de la cavité branchiale, nous avons observé à plusieurs reprises une partie des larves, parfois la totalité, fixées sur les pattes elles-mêmes, et non sur les branchies voisines. On pouvait avoir l'impression que les larves « attendaient » la déchirure de la paroi.

Observation directe de la migration :

Il devenait ainsi de plus en plus probable que les larves devaient émigrer par la peau et nous avons pensé que cela devait se produire à une heure ou dans des conditions particulières.

La solution fut trouvée dès le premier soir où nous avons laissé pendant plusieurs heures *dans l'obscurité totale* un lot de têtards de *R. temporaria* en métamorphose et où nous avons ensuite porté ces têtards le plus rapidement possible sous la loupe binoculaire. Trois d'entre eux sur 20 nous ont montré respectivement 1, 1 et 2 larves émigrant sur la peau du ventre; bien que dérangées par le retournement du têtard sur le dos et par la lumière, elles ont continué à se déplacer de la cavité branchiale vers l'anus.

Nos observations ultérieures ont confirmé que les larves émigrent *pendant la nuit*, au moment où les têtards sont rigoureusement immobiles.

Le chemin suivi est le suivant :

Déchirure de la cavité branchiale (ou spiracle pour les larves les plus précoces) — peau de la région ventrale (entre les pattes antérieures, puis les pattes postérieures) — cloaque — vessie.

Nous n'avons mis en évidence aucun détour par l'appareil rénal entre la pénétration dans le cloaque et l'installation dans la vessie.

Le plus curieux est que J.B. Williams (1961) a vu, dans des conditions il est vrai particulières (têtards non encore en métamorphose) deux larves se déplacer sur la peau et pénétrer dans le cloaque. Elle a intitulé sa courte note « abnormal migration in *Polystoma integerrimum* » et, inexplicablement, n'a tiré aucun parti de cette observation.

Effet de l'interruption chirurgicale du tube digestif :

Parallèlement aux recherches précédentes, nous avons prouvé la réalité de la migration par l'extérieur, en empêchant chirurgicalement le passage éventuel par le tube digestif.

Nous avons utilisé des lots de têtards (minimum 60) infestés naturellement, chaque lot — provenant d'un lieu déterminé — étant constitué de têtards à pattes postérieures développées, mais sans début de saillie des pattes antérieures, donc à un stade où la migration des larves n'est pas commencée. L'expérience a été faite pour *R. temporaria* et *P. cultripes*.

Le lot initial est divisé en trois groupes :

— le premier groupe est disséqué au début de l'expérience, pour vérifier que toutes les larves sont encore sur les branchies, donc que la migration n'est pas commencée.

— le deuxième groupe est gardé sans changement pour servir de lot témoin à la fin de l'expérience, dans le but de détecter une éventuelle défaunation accidentelle,

— le troisième groupe est opéré : chaque têtard, non anesthésié, maintenu sur du coton humide voit sa cavité abdominale ouverte à l'aide de ciseaux fins, le tube digestif tiré à l'extérieur et sectionné. Suivant les expériences, ou bien nous avons simplement sectionné l'intestin, ou bien (le plus souvent), nous en avons enlevé une grande partie. Les têtards résistent parfaitement à ce traitement. Bien que cessant de s'alimenter, ils se métamorphosent et nous avons gardé des petites grenouilles vivantes jusqu'à deux mois après l'opération (le déchet est inférieur à 10 %). Nous avons utilisé des antibiotiques pour nos premières expériences, mais les avons supprimés sans inconvénient par la suite.

Trois évolutions du tube digestif opéré peuvent se produire :

— un anus artificiel authentique se forme; c'est évidemment l'issue idéale, atteinte dans un peu moins d'un tiers des cas.

— la plaie se referme, et, dans la cavité abdominale, les deux sections du tube digestif se cicatrisent séparément en se fermant. C'est le cas le plus fréquent, encore favorable, à condition d'éliminer, par une dissection très fine, *tous les cas* où il y aurait des doutes sur la fermeture effective et rapide des sections de

Source : MNHN, Paris

l'intestin. Nous avons vérifié que les transformations histologiques liées à la métamorphose ne s'opposent pas à cette cicatrisation.

— les deux sections de l'intestin se cicatrisent en s'unissant l'une à l'autre (un tiers des cas environ). On ne tient évidemment pas compte de ces animaux, puisque le tube digestif y retrouve sa continuité.

Résultats et interprétations :

En ne conservant rigoureusement que les cas où, sans nul doute, la liaison cavité buccale-cloaque, avait été effectivement interrompue, *nous avons retrouvé les larves des Polystomes dans la vessie, à la dissection des jeunes grenouilles.* Nous considérons ce résultat comme une preuve supplémentaire de la migration par voie cutanée, la migration par voie digestive ayant été rendue expérimentalement impossible.

Dans le tableau 17, nous indiquons les résultats chiffrés d'une expérience portant sur un lot initial de 60 têtards de *R. temporaria*, provenant de notre station **17**. Ces têtards avaient tous les pattes postérieures en cours de développement, mais aucun indice d'apparition des pattes antérieures.

Les groupes répondent aux définitions exposées dans le paragraphe précédent.

Numéros des individus	Groupe I (groupe-témoin n° 1)		Groupe II (groupe-témoin n° 2)		Groupe III (groupe subissant l'opération le 1-X-66)	
	Dissection le 1-IX-66		Dissection le 30-IX-66			
	Branchies	Vessie	Branchies	Vessie	Branchies	Vessie
1	44	0	0	28	0	57
2	23	0	0	20	0	12
3	18	0	0	14	0	6
4	17	0	0	14	0	3
5	15	0	0	12	0	2
6	11	0	0	11	0	2
7	8	0	0	10	–	–
8	8	0	0	9	–	–
9	8	0	0	8	–	–
10	7	0	0	6	–	–
11	7	0	0	6	–	–
12	6	0	0	5	–	–
13	6	0	0	4	–	–
14	6	0	0	4	–	–
15	6	0	0	4	–	–
16	4	0	0	2	–	–
17	3	0	0	2	–	–
18	3	0	0	0	–	–
19	3	0	–	–	–	–
20	1	0	–	–	–	–

TABLEAU 17

Les têtards n° 19 et n° 20 du groupe II sont morts pendant la métamorphose; les têtards n^{os} 7 à 20 du groupe III sont les individus éliminés pour insuccès de l'opération chirurgicale, d'après les critères exposés.

Le groupe témoin n° 1 montre qu'au moment de l'opération la migration n'est pas commencée, ce qui est normal, vu l'état de développement des têtards.

Source : MNHN, Paris

La comparaison du groupe témoin n° 2 avec les individus conservés du groupe opéré montre que le taux d'infestation est du même ordre.

Les larves retrouvées dans les vessies urinaires des têtards opérés n'ont pu émigrer que par la voie cutanée, ce qui ajoute une démonstration expérimentale à nos observations sur le déplacement des larves à la surface du corps des têtards.

Notons que le chiffre de 57 larves pour l'un des individus en expérience ne doit pas surprendre : nous avons souvent rencontré dans les populations de têtards, quelques individus dont le parasitisme était nettement supérieur à celui de l'ensemble du lot.

Durée de la migration.

La durée individuelle du déplacement d'une larve depuis la cavité branchiale jusqu'au cloaque est brève, environ une minute, d'après nos observations *in vivo*. La larve ne s'arrête pratiquement pas en chemin; elle arpente la peau du têtard comme une chenille, en se fixant tantôt par son hapteur, tantôt par sa région céphalique. Il est probable que le changement d'aspect des glandes céphaliques chez la larve à croissance lente est lié au rôle que la sécrétion de ces glandes doit jouer dans l'adhérence de la larve à la peau du têtard.

La durée globale de la migration, pour la totalité des larves d'un têtard, s'élève à 3-4 jours, à partir du moment où percent les pattes antérieures (ou très peu avant), d'après l'ensemble des observations que nous avons effectuées.

2. DÉCLENCHEMENT DE LA MIGRATION :

Quelle est la nature du tropisme qui fait quitter aux larves la cavité branchiale, dans les conditions et au moment que nous venons de déterminer ?

Sans avoir systématiquement tenté de répondre à cette question, nous avons remarqué qu'un simple état de promiscuité des têtards et de sous-oxygénation, provoque un déplacement anticipé des larves sur les bourgeons des pattes antérieures.

En divisant un lot de 20 têtards de *P. cultripes* en deux groupes égaux, l'un maintenu dans des conditions normales, l'autre dans des conditions défavorables, nous avons observé quarante-huit heures plus tard, à la dissection, un déplacement net des larves appartenant au deuxième groupe vers les pattes antérieures.

On peut donc penser que c'est une modification physico-chimique, plutôt que morphologique, qui déclenche le processus migratoire.

Nous devons signaler enfin, que si on infeste, avec des larves nageantes fraîches, des têtards chez qui les larves anciennes sont en cours de migration, ces larves fraîches se dirigent toutes vers la cavité branchiale. En quelque sorte, elles « croisent » les larves qui émigrent en cette même période vers le cloaque. On peut en déduire que le tropisme de migration ne peut se manifester qu'après un séjour dans la cavité branchiale. Au cours de sa vie, la larve (mis à part le cas où elle évolue en néoténique) manifeste donc de façon nécessaire deux tropismes; le premier en direction de la cavité branchiale au moment de l'infestation, le second en direction du cloaque au moment de la métamorphose du têtard; même si les conditions apparemment nécessaires au déclenchement du second tropisme sont réunies au moment de l'infestation, le premier tropisme se manifeste préalablement.

Il est important de noter que *si un stade de vie sur les branchies est indispensable à l'acquisition du tropisme de migration, il ne l'est pas pour le développement ultérieur de la larve*, comme le montrent nos expériences sur le cycle interne.

E. *SPECIFICITÉ PARASITAIRE*

Chez nos trois Polystomes — seuls représentants européens du genre — il nous a paru nécessaire de vérifier dans quelle mesure les deux formes les plus voisines, *P. integerrimum* et *P. pelobatis*, ne constituaient pas deux écomorphoses d'une seule et même espèce. Il pourrait paraître en effet que les arguments purement descriptifs n'autorisent pas de manière formelle à séparer spécifiquement le Polystome du Pélobate de celui de la Grenouille rousse. Nous avons effectué dans ce but une série d'expériences en utilisant les larves des deux Polystomes pour infester tour à tour et comparativement les têtards des deux espèces d'Amphibiens.

Source : MNHN, Paris

A côté de ces expériences destinées à résoudre un problème précis de distinction spécifique, nous avons cherché à étendre l'expérimentation sur le plan général de la spécificité parasitaire des Polystomes. A l'aide des larves de nos trois espèces de Polystomes, nous avons tenté l'infestation des têtards de divers Amphibiens Anoures vivant dans notre région.

Nous envisagerons successivement ces deux problèmes :

— spécificité des Polystomes de *R. temporaria* et *P. cultripes* vis-à-vis de ces deux hôtes;

— spécificité des Polystomes de *R. temporaria*, *P. cultripes* et *H. meridionalis* vis-à-vis de divers hôtes.

1. RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LA SPÉCIFICITÉ DES POLYSTOMES DE *R. TEMPORARIA* ET *P. CULTRIPES* VIS-À-VIS DE CES DEUX HÔTES :

Les têtards utilisés dans les expériences proviennent de pontes recueillies au laboratoire et ont été élevés à l'abri de toute contamination (vérifications sur lots-témoins).

Les larves gyrodactyloïdes de chacun des deux Polystomes proviennent d'œufs recueillis au laboratoire. Nous avons utilisé directement les larves, triées et comptées sous la loupe binoculaire au moment de leur éclosion dans des lots importants, et non les œufs. Comme dans nos recherches expérimentales sur les cycles biologiques, cela permet de connaître le nombre de larves effectivement présentes dans l'expérience, sans avoir à tenir compte d'un éventuel pourcentage d'échecs dans l'éclosion des œufs. Dans chaque cas, des expériences-témoins ont été réalisées en mettant en présence une fraction des larves du lot utilisé avec les têtards de leur hôte normal, afin de vérifier leur pouvoir infestant; ces expériences-témoins ont toujours été positives, et la persistance des larves jusqu'à la métamorphose des têtards a été contrôlée.

Lors de la dissection des têtards, la recherche des larves est faite par les méthodes habituelles : ouverture de la cavité branchiale et examen approfondi des branchies. Mais, dans certains cas, nous avons pratiqué un examen *in vivo* des têtards; cet examen permet, grâce à la loupe binoculaire, d'apercevoir par transparence les larves fixées; le nombre ainsi déterminé doit être considéré comme minimum, car il va de soi que certaines larves peuvent échapper à ce mode d'observation. Il n'est pas nécessaire d'endormir les animaux pour se livrer à cet examen : il suffit d'immobiliser le têtard dans du coton humidifié et convenablement disposé dans une boîte de Pétri.

Dans chacune des expériences, nous précisons la date de l'infestation, le nombre et l'âge des têtards, le nombre de larves nageantes utilisées, les dates des observations ou dissections, le nombre de larves fixées respectivement du côté opposé au spiracle (c.o.s.) et du côté du spiracle (c.s.). Le volume d'eau est pour toutes les expériences de 250 cm³, la température de 18 ± 1°.

Dans chaque tableau, les têtards sont rangés par ordre décroissant de densité du parasitisme.

Infestation des têtards de *R. temporaria* par les larves de *Polystoma pelobatis*.

Les conditions et les résultats de l'expérience sont résumés dans le tableau 18.

Sur les 55 larves fixées sur les têtards 3 jours après l'infestation une seule subsiste 13 jours plus tard. Cette larve présente un début de développement (ingestion de sang et pigmentation de quelques cellules digestives) mais la taille ne dépasse pas 400 μ; il n'y a aucun indice d'apparition des ventouses du hapteur.

Dans d'autres expériences identiques, nous n'avons jamais observé de larve survivant au-delà de 15 jours. En élevant les têtards jusqu'à la métamorphose, nous n'avons enregistré aucune migration dans la vessie. L'utilisation de têtards très jeunes n'a pas entraîné l'apparition de néoténiques viables.

Infestation des têtards de *P. cultripes* par les larves de *Polystoma integerrimum*.

Les conditions et les résultats de l'expérience sont résumés dans le tableau 19.

Source : MNHN, Paris

15-III 66 — 10 têtards *R. temporaria* (âge : 12 jours) — 100 larves de *P. pelobatis*

Examen *in vivo* le 18-III-66			Dissection le 31-III-66		
c. o. s.	c. s.	Total	c. o. s.	c. s.	Total
9	2	11	0	1	1
7	3	10	0	0	0
5	4	9	0	0	0
4	4	8	0	0	0
3	4	7	0	0	0
3	0	3	0	0	0
1	2	3	0	0	0
1	1	2	0	0	0
0	1	1	0	0	0
0	1	1	0	0	0
33	22	55	0	1	1

TABLEAU 18

1-IV-66 — 10 têtards *P. cultripes* (âge : 20 jours) — 100 larves de *P. integerrimum*

Examen *in vivo* le 4-IV-66			Dissection le 20-IV-66		
c. o. s.	c. s.	Total	c. o. s.	c. s.	Total
4	3	7	2	3	5
3	3	6	3	1	4
2	4	6	2	1	3
2	3	5	2	0	2
2	2	4	1	0	1
3	1	4	1	0	1
2	1	3	0	0	0
2	1	3	0	0	0
1	0	1	0	0	0
1	0	1	0	0	0
22	18	40	11	5	16

TABLEAU 19

Source : MNHN, Paris

Au total, 40 larves au moins sont fixées sur les têtards 3 jours après l'infestation (ce nombre est probablement en dessous de la vérité car l'observation *in vivo* est ici difficile); 16 larves subsistent 16 jours plus tard. Ces larves ne présentent aucun indice de développement néoténique.

Dans d'autres expériences identiques, nous avons observé un têtard qui portait encore 4 larves 30 jours après l'infestation, un autre qui portait 2 larves 75 jours après l'infestation. Ces deux dernières larves montrent une paire de ventouses et des hamulis fortement accrus. En élevant les têtards jusqu'à la métamorphose, nous n'avons enregistré cependant aucune migration dans la vessie. Aucune larve n'est devenue néoténique.

Infestation simultanée des têtards de *R. temporaria* et *P. cultripes* par les larves de *Polystoma pelobatis*.

Les conditions et les résultats de l'expérience sont résumés dans le tableau 20.

16-III-66	5 têtards *R. temporaria* (âge : 20 jours) 5 têtards *P. cultripes* (âge : 13 jours)	100 larves de *P. pelobatis*

Têtards de *P. cultripes* disséqués le 18-III-66			Têtards de *R. temporaria* disséqués le 18-III-66		
c. o. s.	c. s.	Total	c. o. s.	c. s.	Total
13	9	22	1	0	1
10	4	14	0	0	0
9	1	10	0	0	0
5	2	7	0	0	0
3	1	4	0	0	0
40	17	57	1	0	1

TABLEAU 20

Au total, 57 larves sont fixées sur les têtards de *P. cultripes* contre une seule chez ceux de *R. temporaria*. Dans deux autres expériences, réalisées le 20-IV-1965 (têtards de *P. cultripes* âgés de 21 jours, têtards de *R. temporaria* âgés de 18 jours) et le 16-III-1966 (têtards de *P. cultripes* et *R. temporaria* âgés de 13 jours), nous avons obtenu les rapports 31 contre 6 et 32 contre 2. Pour le rapport 31 contre 6 (le moins net) le χ^2 est égal à 18; la différence d'infestation est donc très hautement significative.

Infestation simultanée des têtards de *R. temporaria* et *P. cultripes* par les larves de *Polystoma integerrimum*.

Les conditions et les résultats de l'expérience sont résumés dans le tableau 21.

Au total, 43 larves sont fixées sur les têtards de *R. temporaria* contre 25 sur ceux de *P. cultripes*. Le χ^2 pour cette distribution est égal à 4,76 (différence significative à 3 % environ). Dans deux autres expériences nous avons obtenu les rapports 38 contre 14 ($\chi^2 = 11,07$, différence significative à 1 % environ) et 17 contre 7 ($\chi^2 = 4,16$, différence significative à 3 % environ).

Ces expériences montrent que :

— un certain nombre de larves sont capables de se fixer sur les branchies de l'hôte inhabituel, mais elles disparaissent progressivement et, en aucun cas, n'émigrent dans la vessie lors de la métamorphose. Leur survie sur l'hôte inhabituel paraît un peu plus longue pour les larves de *P. integerrimum* que pour celles de *P. pelobatis*;

Source : MNHN, Paris

1-IV-66	5 têtards *R. temporaria* (âge : 20 jours) 5 têtards *P. cultripes* (âge : 20 jours)	100 larves de *P. integerrimum*

Têtards de *P. cultripes* disséqués le 3-IV-66			Têtards de *R. temporaria* disséqués le 3-IV-66		
c. o. s.	c. s.	Total	c. o. s.	c. s.	Total
5	2	7	6	6	12
2	4	6	5	6	11
2	4	6	5	5	10
2	1	3	3	5	8
1	2	3	1	1	2
12	13	25	20	23	43

TABLEAU 21

— lorsque les têtards de l'hôte habituel et les têtards de l'hôte inhabituel sont mis conjointement à la disposition des larves, celles-ci manifestent un tropisme préférentiel vis-à-vis des têtards de l'hôte habituel. Les différences entre le nombre de larves fixées sur l'hôte habituel et le nombre de larves fixées sur l'hôte inhabituel, sont significatives dans tous les cas, mais ce comportement préférentiel est tout spécialement marqué dans le cas des larves de *P. pelobatis*.

GALLIEN (1938) rapprochait le Polystome du Pélobate de l'espèce *P. integerrimum* « sous réserve d'une vérification expérimentale de la spécificité ». Celle-ci permet d'affirmer que *P. integerrimum* et *P. pelobatis* sont deux espèces distinctes et que leur spécificité est étroite.

2. RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LA SPÉCIFICITÉ DES POLYSTOMES VIS-À-VIS DE DIVERS AMPHIBIENS :

Nous avons eu à notre disposition des têtards d'Amphibiens appartenant aux familles et espèces suivantes :

Ranidae :

Rana temporaria L.
Rana ridibunda Pallas.

Pelobatidae :

Pelobates cultripes (Cuvier).
Pelodytes punctatus (Daudin).

Hylidae :

Hyla meridionalis Boettger.

Bufonidae :

Bufo bufo L.

Discoglossidae :

Discoglossus pictus Otth.
Alytes obstetricans (Laurenti).

Nous avons tenté d'infester les têtards de ces Amphibiens par les larves des trois espèces européennes de Polystomes. Cependant, en raison des difficultés éprouvées à avoir toujours

Source : MNHN, Paris

simultanément têtards et larves convenables, nous n'avons pas réalisé toutes les infestations possibles.

Le tableau 22 mentionne les expériences effectivement réalisées (R = expérience réalisée, NR = expérience non réalisée).

Amphibiens	Larves de		
	P. integerrimum	*P. pelobatis*	*P. gallieni*
R. temporaria		R*	R
R. ridibunda	R	R	N R
P. cultripes	R*		R
P. punctatus	R	R	R
H. meridionalis	R	R	
B. bufo	R	R	N R
D. pictus	N R	R	R
A. obstetricans	N R	R	N R

* Ces cas ont été envisagés dans le paragraphe précédent.

Tableau 22

Pour toutes les expériences qui suivent, les conditions sont les mêmes que pour celles du paragraphe précédent. En particulier, une infestation témoin a été effectuée chaque fois sur des têtards de l'hôte normal de la larve utilisée, de manière à vérifier le pouvoir infestant des larves.

Nous n'indiquons sous forme d'un tableau les résultats des infestations que lorsque sa lecture présente un intérêt particulier. Les cas d'expériences négatives ou très faiblement positives sont simplement décrits. Dans toutes les expériences, nous avons utilisé, sauf indications contraires, des lots de 10 têtards.

Spécificité de *Polystoma integerrimum*.

Rana ridibunda :

Têtards âgés de 10 jours. Infestation (100 larves) le 26-IV-1965. Dissection le 27-IV : 3 têtards sur 10 infestés respectivement par 3, 2 et 1 larves.
Aucune expérience ne nous a permis d'obtenir une survie des larves au-delà de 10 jours.

Pelodytes punctatus :

Têtards âgés de 22 jours. Infestation (100 larves) le 2-IV-1966. Dissection le 5-IV. 3 têtards sur 10 infestés respectivement par 2, 1 et 1 larves.
Aucune expérience ne nous a permis d'obtenir une survie des larves au delà de 20 jours.

Hyla meridionalis :

Têtards âgés de 5 jours. Infestation (100 larves) le 20-IV-1966. Dissection le 22-IV : résultats dans le tableau 23.

Malgré le pourcentage de fixations relativement important, trois autres expériences, dans lesquelles les têtards ont été disséqués au bout de 10, 27 et 35 jours ont montré que les larves disparaissaient progressivement : 12 larves ont été recueillies au bout de 10 jours, 1 seulement au bout de 27 jours, aucune après 35 jours.

Bufo bufo :

Résultats entièrement négatifs.

Source : MNHN, Paris

c. o. s.	c. s.	Total
4	3	7
4	2	6
2	4	6
5	0	5
2	3	5
1	1	2
1	0	1
0	0	0
0	0	0
19	13	32

TABLEAU 23

Nous concluons que les larves de *P. integerrimum* possèdent une attirance notable pour les têtards de *H. meridionalis*, une très faible attirance pour ceux de *R. ridibunda* et *P. punctatus* et une attirance apparemment nulle pour ceux de *B. bufo*.

Dans aucun cas, nous n'avons obtenu de développement durable.

L'insuccès des tentatives d'infestation est plus prononcé qu'avec les têtards de *P. cultripes* (voir p. 161-162).

Spécificité de *Polystoma pelobatis*.

Rana ridibunda :

Têtards âgés de 4 jours. Infestation (100 larves) le 20-IV-1965. Dissection le 21-IV :

3 têtards présentent chacun une larve.

Deux autres expériences semblables ont donné des résultats négatifs.

Pelodytes punctatus :

Têtards âgés de 13 jours. Infestation (100 larves) le 17-III-1966. Dissection le 18-III. Résultats dans le tableau 24.

c. o. s.	c. s.	Total
5	0	5
3	1	4
2	1	3
2	0	2
1	1	2
1	0	1
1	0	1
1	0	1
0	1	1
0	0	0
16	4	20

TABLEAU 24

Source : MNHN, Paris

Dans une expérience semblable (mais ayant débuté le 8-III-1966 et utilisant des têtards âgés de 4 jours) nous avons disséqué les têtards à des dates variables :

Les 11, 16 et 21-III, 3 têtards montrent respectivement 3, 2 et 1 larves qui ont nettement absorbé du sang et ont légèrement grossi (jusqu'à 550 μ). Il y a donc un début de développement de type néoténique.

Le 28-II et le 6-IV, 2 têtards portent chacun une larve dont le développement néoténique, attesté par la coloration nette du tube digestif et la taille (600 μ), s'est cependant manifestement arrêté.

Le 17-IV (donc 40 jours après l'infestation), un têtard, qui mesure alors 30,0 mm, livre encore deux néoténiques à développement arrêté. Ces parasites mesurant 650 μ. L'un d'eux possède une paire de ventouses bien développées et mérite l'ouverture d'une parenthèse.

Normalement, lorsqu'une paire de ventouses apparaît, son développement se poursuit en même temps qu'apparaissent progressivement les deux autres paires de ventouses. Ici, une seule paire est apparue et a terminé son développement sans qu'apparaissent les deux autres paires. Normalement, il est impossible de voir dans le développement des Polystomes un pareil stade à 2 ventouses (et 2 seulement) qui paraissent totalement développées. L'intérêt de cette larve est que les deux ventouses occupent de la sorte la plus grande partie du hapteur, lui donnant d'une manière frappante l'allure d'un hapteur de *Sphyranuridae*. La figure 43 montre côte à côte la larve anormale, le stade normal à 2 ventouses chez la même espèce et un *Sphyranura* adulte.

Sans doute ne faut-il pas en déduire que les *Sphyranuridae* (parasites d'Urodèles) puisent leur origine chez des *Polystomatidae* ayant changé d'hôte, mais le fait — que nous n'avons pas vu se reproduire dans d'autres expériences — pourrait peut-être, étayé par de nouvelles observations, permettre de comprendre les rapports entre ces deux familles de Monogènes.

Les résultats des deux expériences précédentes étant relativement positifs, nous avons cherché à comparer le tropisme des larves de *P. pelobatis* vis-à-vis de leur hôte normal, *P. cultripes*, avec leur tropisme vis-à-vis de *P. punctatus* : les résultats de l'expérience sont donnés dans le tableau 25.

17-III-66	5 têtards *P. cultripes* (âge : 13 jours) 5 têtards *P. punctatus* (âge : 15 jours)	100 larves de *P. pelobatis*

Têtards de *P. cultripes* disséqués le 18-III-66			Têtards de *P. punctatus* disséqués le 18-III-66		
c. o. s.	c. s.	Total	c. o. s.	c. s.	Total
17	2	19	4	1	5
14	0	14	3	1	4
13	0	13	1	1	2
8	3	11	1	0	1
8	1	9	0	0	0
60	6	66	9	3	12

TABLEAU 25

Le tropisme reste nettement en faveur de l'hôte normal. (χ^2 pour cette distribution = 37).

Hyla meridionalis :

Résultats entièrement négatifs.

Bufo bufo :

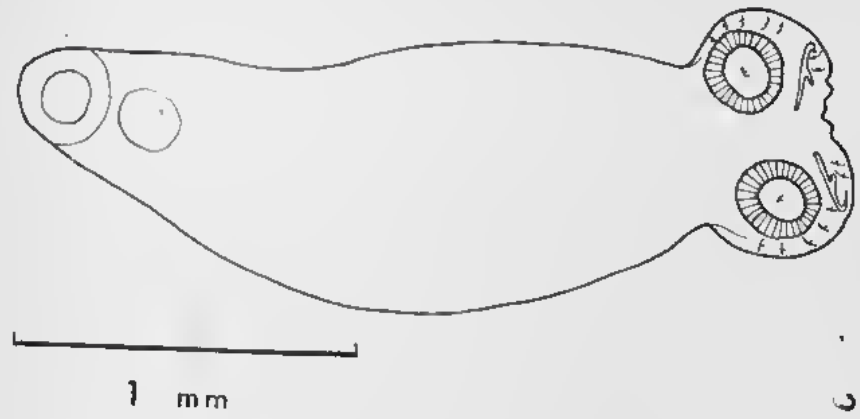
Résultats entièrement négatifs.

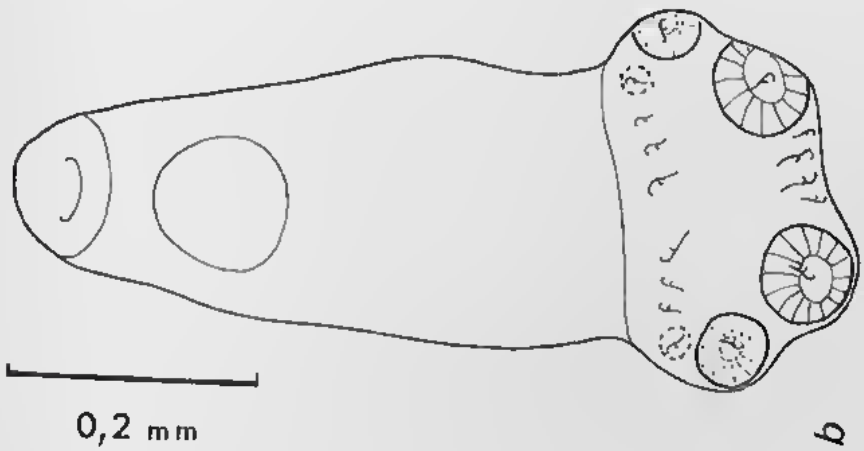
Discoglossus pictus :

Têtards âgés de 10 jours. Infestation le 15-III-1966. Dissection le 17-III-1966 : résultats dans le tableau 26.

Le résultat étant relativement positif, nous avons cherché à comparer le tropisme des larves de *P. pelobatis* vis-à-vis de leur hôte normal, *P. cultripes*, avec leur tropisme vis-à-vis de *D. pictus*. Les résultats de l'expérience sont donnés dans le tableau 27.

Source : MNHN, Paris





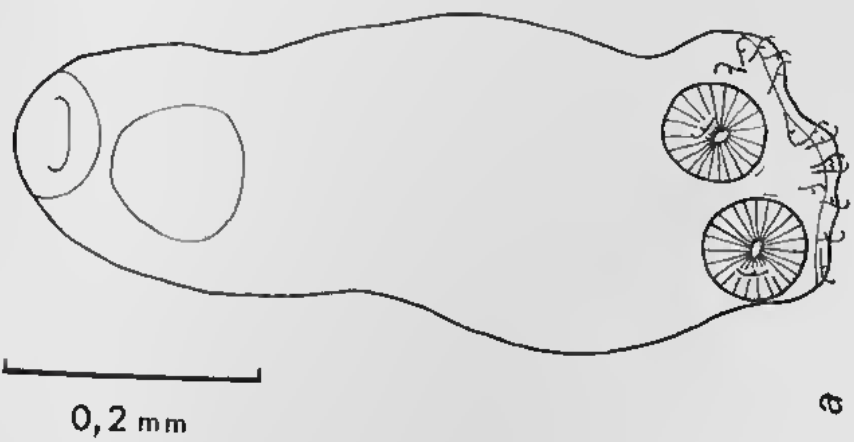


FIGURE 43

a. Larve de *Polystoma pelobatis*, fixée sur un têtard de *Pelodytes punctotus*, montrant une paire de ventouses bien développées, sans indice d'apparition des deux autres paires.
b. Larve de *Polystoma pelobatis*, développée sur un têtard de son hôte normal, *Pelobates cultripes*.
c. *Sphyranura polyorchis*, adulte, d'après Alvey (1936).

Source : MNHN, Paris

c. o. s.	c. s.	Total
5	1	6
3	1	4
1	3	4
2	1	3
2	1	3
0	3	3
2	0	2
2	0	2
1	1	2
0	0	0
18	11	29

TABLEAU 26

17–III–66 — 5 têtards *P. cultripes* (âge : 19 jours) — 5 têtards *D. pictus* (âge : 13 jours) — 100 larves de *P. pelobatis*

Têtards de *P. cultripes* disséqués le 19–III–66			Têtards de *D. pictus* disséqués le 19–III–66		
c. o. s.	c. s.	Total	c. o. s.	c. s.	Total
13	6	19	3	1	4
12	4	16	2	1	3
8	2	10	1	2	3
6	3	9	2	0	2
2	0	2	1	1	2
41	15	56	9	5	14

TABLEAU 27

Ici aussi, le tropisme reste nettement en faveur de l'hôte normal.

Aucune expérience ne nous a permis d'obtenir une survie des larves supérieure à 21 jours sur les têtards de *D. pictus*, ni la migration dans la vessie. Aucun néoténique n'a été observé mais des larves fixées sur des têtards très jeunes (5 jours) ont montré un tube digestif légèrement coloré.

Alytes obstetricans :

Résultats entièrement négatifs.

Nous concluons que les larves de *P. pelobatis* possèdent une affinité notable pour les têtards de *P. punctatus* et *D. pictus*, nulle ou presque nulle pour ceux de *R. ridibunda*, *H. meridionalis*, *B. bufo* et *A. obstetricans*.

Dans aucun cas, nous n'avons obtenu de développement durable.

Les têtards de *P. punctatus* sont les seuls à donner un résultat comparable à celui obtenu pour les têtards de *R. temporaria* (voir p. 162).

Source : MNHN, Paris

Spécificité de *Polystoma gallieni*.

Rana temporaria :

Têtards âgés de 5 jours. Infestation (100 larves) le 14-III-1966. Dissection le 28-III :
2 têtards sur 10 sont infestés chacun par 1 larve.
Aucune expérience ne nous a permis d'obtenir une survie des larves au delà de 6 jours.

Pelobates cultripes :

Têtards âgés de 8 jours. Infestation (100 larves) le 24-III-1966. Dissection le 27-III :
3 têtards sur 10 présentent chacun une larve.
Aucune expérience n'a permis d'obtenir une survie des larves au delà de 9 jours.

Pelodytes punctatus :

Têtards âgés de 29 jours. Infestation (100 larves) le 24-III-1966. Dissection le 27-III :
6 têtards sur 10 présentent respectivement 3, 2, 1, 1, 1, 1 larve.
Aucune expérience n'a permis d'obtenir une survie des larves au delà de 9 jours.

Discoglossus pictus :

Résultats entièrement négatifs.

Nous concluons que les larves de *P. gallieni* manifestent une attirance faible ou nulle pour les têtards de *R. temporaria, P. cultripes, P. punctatus* et *D. pictus.* On note en particulier que, lorsque quelques larves de *P. gallieni* se fixent sur les têtards d'un hôte inhabituel, leur survie y est extrêmement réduite.

*
* *

L'ensemble de ces expériences montre :

— que la spécificité de nos espèces de Polystomes est très étroite; les larves ne paraissent capables de survivre que sur les têtards de leur hôte habituel;

— que cette spécificité se manifeste déjà au niveau du tropisme des larves gyrodactyloïdes nageantes, ce tropisme étant toujours préférentiel pour les têtards de l'hôte habituel.

Il est donc vraisemblable que les caractéristiques biochimiques régnant au niveau des filaments branchiaux constituent l'un des facteurs importants de l'écologie des larves de Polystomes. Dans beaucoup de cas, ces caractéristiques doivent être responsables de l'existence d'une *barrière* biochimique, telle que la conçoit Baer (1964). On voit à quel point cette spécificité systématique étroite de nos espèces de *Polystomatidae,* contraste avec la très large spécificité d'origine éthologique de la famille elle-même, dont nous avons discuté plus haut (voir p. 128 et fig. 27).

F. *BIOGÉOGRAPHIE*

1. POLYSTOMA INTEGERRIMUM :

Différents types de stations.

Il existe des stations où le parasite est manifestement absent. Nous considérons comme telles les stations pour lesquelles un certain nombre d'adultes (minimum : 30) et de têtards proches de la métamorphose (minimum : 100) ont fourni des autopsies entièrement négatives.

Parmi les stations où le parasite est présent, certaines montrent des pourcentages d'infestation élevés; nous avons observé la fréquence maximum à la station **6** : 57 % (43 grenouilles adultes parasitées sur 75, densité moyenne de Polystomes par hôte = 2,8). D'autres stations montrent des pourcentages beaucoup plus bas : 5 % par exemple à la station **11** (2 grenouilles adultes parasitées sur 37, densité = 1,0).

Source : MNHN, Paris

Nous pensons que même si un Monogène est rare dans une station déterminée, on ne peut pas parler d'infestation accidentelle, dès lors que certains têtards sont infestés et que le cycle se déroule de manière indiscutable dans la station.

Distribution géographique des stations.

La carte n° 6 indique les stations où nous avons rencontré *P. integerrimum*, quelle qu'en soit la fréquence, et celles où nous n'avons jamais rencontré cette espèce, ni à l'état adulte, ni à l'état larvaire.

Dans la Cerdagne et les régions avoisinantes, *P. integerrimum* est présent dans toutes les stations de basse altitude (au-dessous de 1.900-2.000 m en règle générale) et dans les vallées importantes jusqu'à des altitudes plus élevées (2.200 m aux stations **23** et **42**, 2.290 à la station **31**). Il est absent au centre des grands massifs montagneux (Carlit, Fontargente, Pessons-Campcardos, Carença); la station « sans Polystome » la plus basse est la station **13** (1.980 m).

Dans les stations situées plus à l'Est de la chaîne (**58, 59**), qui représentent des colonies isolées de *R. temporaria*, le Polystome est également absent, malgré l'altitude modeste de ces stations (1.150 et 950 m). La station à *P. integerrimum* la plus orientale paraît être la station **52** (1.500 m).

Lorsqu'on examine une série de stations situées dans une vallée importante à des altitudes variées, on constate que *P. integerrimum* se raréfie au fur et à mesure qu'on s'élève. Nous donnons plusieurs exemples de cette variation de fréquence et de densité.

Chacun des tableaux qui suivent indique :

Altitude : altitude moyenne de la station;
n *R. t.* : nombre de *R. temporaria* examinées;
i *R. t.* : nombre de *R. temporaria* infestées par *P. integerrimum;*
% *P. i.* : fréquence de *P. integerrimum* (pourcentage arrondi à l'unité);
d *P. i.* : densité moyenne de *P. integerrimum.*

a. Vallée de Lanoux-Font-Vive-Carol (tableau 28, fig. 44*a*)

Numéros des stations	Altitude	n *R. t.*	i *R. t.*	% *P. i.*	d *P. i.*
22	2.380	30	0	0	0
23	2.200	62	4	6	1,0
24	1.930	34	3	9	2,0
25	1.690	33	6	18	1,5
26	1.640	30	6	20	1,5
27	1.500	30	11	37	1,6

TABLEAU 28

b. Vallée de la Vaira del Orient (tableau 29, fig. 44*b*).

Numéros des stations	Altitude	n *R. t.*	i *R. t.*	% *P. i.*	d *P. i.*
37	2.310	66	0	0	0
36	2.000	50	18	36	1,4

TABLEAU 29

Source : MNHN, Paris

c. Vallée de la Lladure (tableau 30, fig. 44*c*).

Numéros des stations	Altitude	n *R. t.*	i *R. t.*	% *P. i.*	d *P. i.*
45	2.260	30	0	0	0
46	1.920	30	12	40	4,4

TABLEAU 30

d. Vallée de la Têt (tableau 31, fig. 44*d*).

Numéros des stations	Altitude	n *R. t.*	i *R. t.*	% *P. i.*	d *P. i.*
16	2.350	79	0	0	0
14	2.170	38	0	0	0
12	2.250	54	0	0	0
11	2.000	37	2	5	1,0
1	1.600	45	14	31	2,0

TABLEAU 31

La figure 44 montre les profils de ces quatre vallées avec l'emplacement des différentes stations, les fréquences de *P. integerrimum* et l'indication des stations à *O. rastellus*.

Sans qu'on puisse lier de manière rigoureuse la fréquence de *P. integerrimum* à une altitude précise en raison d'autres caractéristiques stationnelles qui peuvent influer sur cette fréquence, il est certain que, dans l'Est des Pyrénées, l'espèce rencontre les biotopes les plus favorables dans les parties basse et moyenne des vallées. En règle générale, les grenouilles capturées dans l'étage alpin sont indemnes de ce parasite. Par contre, on note dès maintenant que c'est à la limite supérieure de la zone à *P. integerrimum* que peut exister *O. rastellus*.

Si une corrélation entre les différents milieux de montagne et la répartition de *P. integerrimum* paraît ainsi établie dans notre région, nous ne proposons aucune explication catégorique du phénomène. Cette explication est à rechercher dans un ensemble de causes parmi lesquelles l'influence de la température ou de la durée d'enneigement peuvent tenir un rôle important.

2. POLYSTOMA PELOBATIS :

Toutes les stations à *P. cultripes* que nous avons étudiées bénéficient de conditions extrêmement voisines. Ce sont toutes des mares de plaine, asséchées en été. Il n'est donc pas étonnant que *P. pelobatis* soit présent dans toutes ces stations, avec des caractéristiques épidémiologiques semblables. Le taux d'infestation des adultes oscille entre 5 % et 15 %.

En dehors de notre région, nous rappelons que le Polystome du Pélobate a été vu par GALLIEN (1938) aux environs de Toulouse, de sorte qu'on peut assigner pour l'instant à cette espèce la répartition suivante : région toulousaine, Languedoc-Roussillon et Nord-Est de l'Espagne.

3. POLYSTOMA GALLIENI :

Ce que nous venons de dire à propos des stations à *P. cultripes* est valable pour les stations à *H. meridionalis* : conditions de milieu peu différentes et caractéristiques semblables du parasitisme; *P. gallieni* est présent dans toutes nos stations et le taux d'infestation des rainettes adultes varie de 5 % à 12 %.

Source : MNHN, Paris

Nous ne pensons pas qu'une étude biogéographique soit, par conséquent, possible à l'échelle de la région que nous avons prospectée. Seule, une comparaison avec des pays différents ou des biotopes offrant des conditions de milieu particulières, permettra d'entreprendre une étude dans ce domaine. Il serait particulièrement intéressant de comparer la biologie de cette espèce en France, où il est connu à Toulouse (Gallien, 1938), à Bordeaux (Bailenger et Chanseau, 1954), et dans le Languedoc-Roussillon, avec sa biologie au Maroc, où il a été signalé près de Rabat (Euzet et Combes, 1967).

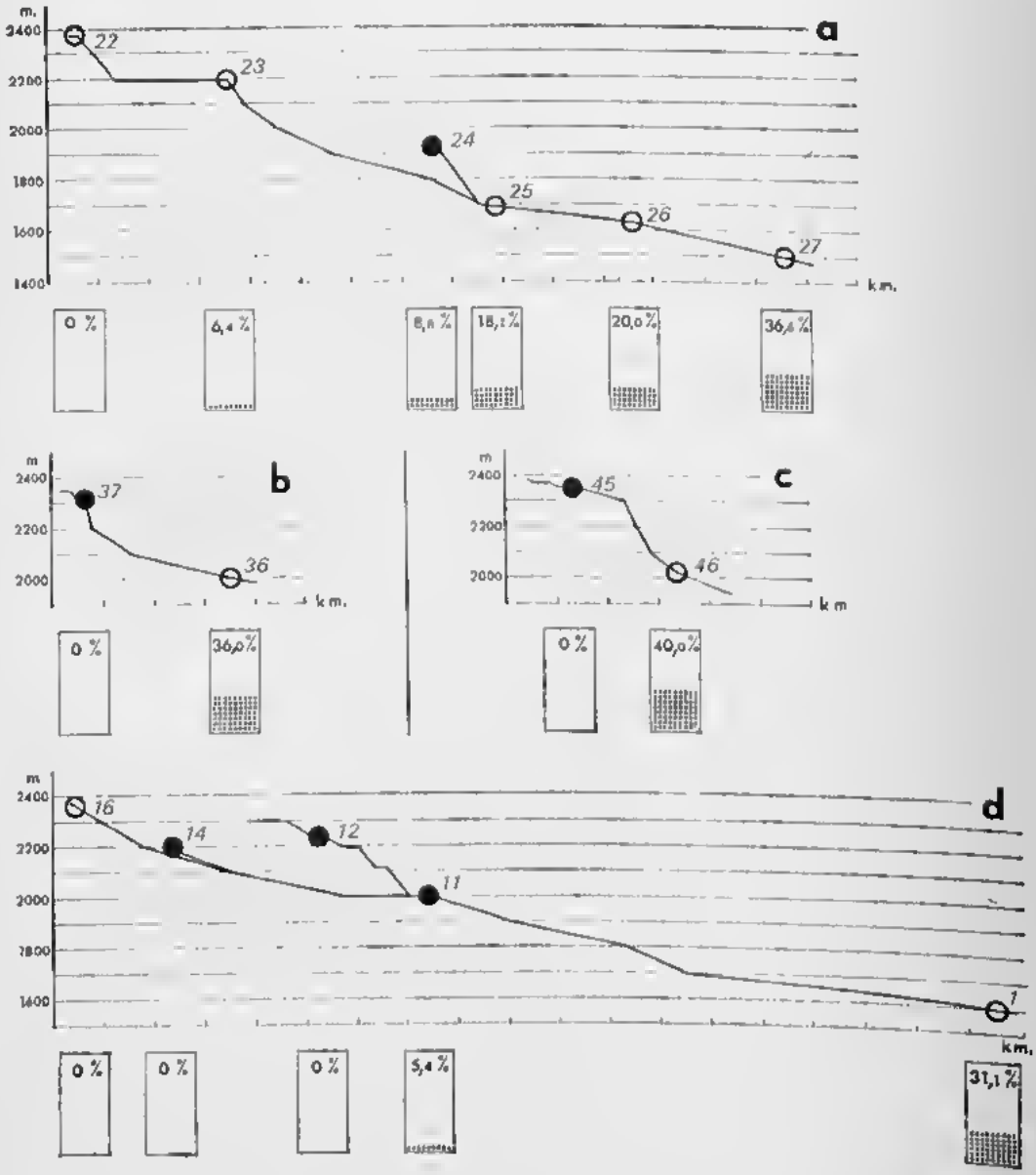


Figure 44

Corrélations entre le profil des vallées, les foyers à *Opisthioglyphe rastellus* et la fréquence de *Polystoma integerrimum*

Les stations sont indiquées par des cercles avec leurs numéros. Les cercles noirs indiquent les foyers à *O. rastellus*.

Les rectangles situés au-dessous des stations indiquent les fréquences de *P. integerrimum*.

a. Vallée de Lanoux-Font-Vive-Carol.
b. Vallée de la Valira del Orient.
c. Vallée de La Lladure.
d. Vallée de la Têt.

Source : MNHN, Paris

CINQUIÈME PARTIE

BIOGÉOGRAPHIE COMPARÉE

Si la comparaison des stations à *P. cultripes* et *H. meridionalis* pose peu de problèmes sur le plan biogéographique, l'étude des stations à *R. temporaria* nous a montré que la parasitofaune de cette espèce dépend étroitement du biotope dans lequel elle se trouve : pour chacune des espèces de Plathelminthes qui parasitent cet Amphibien dans notre région, l'étude biogéographique individuelle a permis de dégager des limites ou gradients de répartition, et la chorologie du parasite a été mise en corrélation avec certains facteurs du milieu.

Cependant, lorsque nous avons parlé, jusqu'ici, de « station à *O. rastellus* » ou de « station à *P. integerrimum* » par exemple, nous l'avons fait en tenant compte du seul parasite envisagé, sans référence aux autres espèces.

Nous nous proposons de tenter une synthèse biogéographique de ces données en cherchant, d'une part à caractériser les stations d'après l'ensemble des Plathelminthes rencontrés, d'autre part à dégager les rapports existant entre la parasitofaune et les ensembles bioclimatiques.

CHAPITRE I

CARACTÉRISTIQUES ÉPIDÉMIOLOGIQUES DES STATIONS

Si l'on compare entre elles les cartes de répartition obtenues pour chacun des parasites de *R. temporaria* (cartes n^{os} 2 à 6) on constate que les aires de répartition de certaines espèces se recoupent, tandis que d'autres sont, au contraire, sensiblement complémentaires.

Dans la carte n° 7, nous avons reporté :

— la zone dans laquelle se trouvent les stations à *P. integerrimum;*
— les stations où se déroule le cycle de *O. rastellus;*
— la limite entre la zone à *G. euzeti* dominant et la zone à *G. vitelliloba* dominant (d'après les critères définis p. 91).

Nous n'avons pas indiqué sur cette carte les données qui concernent *H. cylindracea* et *H. pyrenaicus*, la première de ces espèces étant présente à peu près dans toutes nos stations (avec cependant une fréquence toujours assez faible au-dessus de 2.000-2.100 m), la seconde ayant à l'inverse une répartition très sporadique.

Cette carte met en évidence deux faits importants :

— d'une part, les stations à *O. rastellus* sont situées en dehors de la zone à *P. integerrimum* ou juste à sa limite supérieure;
— d'autre part, la limite de dominance concernant les *Gorgoderidae* a un tracé voisin de la limite supérieure de la zone à *P. integerrimum.*

On doit conclure que, statistiquement, les caractéristiques épidémiologiques d'une station sont en rapport avec sa situation géographique et répondent à un nombre défini de possibilités, qui tiennent compte des exigences écologiques globales de chacun des parasites.

Ces possibilités permettent de classer de manière pratique nos stations en plusieurs groupes, d'après les associations des espèces d'Helminthes. Nous distinguons ainsi cinq grands

Source : MNHN, Paris

types de stations, principalement d'après la présence de *P. integerrimum*, de *O. rastellus* et des *Gorgoderidae*, *H. cylindracea* (présent presque partout) jouant un rôle accessoire, et *H. pyrenaicus* (trop sporadique) n'étant pas pris en considération.

Ces groupes sont caractérisés par :

1° *P. integerrimum* seul ou associé seulement avec *H. cylindracea*;
2° *P. integerrimum* associé avec des *Gorgoderidae* (plus *H. cylindracea*);
3° *P. integerrimum* associé avec *O. rastellus* (plus *Gorgoderidae* et *H. cylindracea*) ;
4° *O. rastellus*, sans *P. integerrimum* (plus *Gorgoderidae* et *H. cylindracea*);
5° *Gorgoderidae*, sans *P. integerrimum*, ni *O. rastellus* (plus éventuellement *H. cylindracea*).

De manière à montrer que ces groupes correspondent à des entités biogéographiques, nous citerons quelques exemples parmi chacun d'eux, concernant des prélèvements égaux ou supérieurs à 30 *R. temporaria*.

Dans les tableaux qui suivent, nous avons indiqué :

Numéros : numéros des stations où ont été faits les prélèvements;
Altitude : altitude des stations en mètres;
n *R. t.* : nombre de *R. temporaria* examinées;
O. r. : *O. rastellus*;
H. c. : *H. cylindracea*;
H. p. : *H. pyrenaicus*;
G. e. : *G. euzeti*;
G. v. : *G. vitelliloba*;
P. i. : *P. integerrimum*.

Dans chaque colonne, le premier chiffre indique la fréquence en pourcentage, le second (entre parenthèses), la densité. Le signe + signifie : présence considérée comme accidentelle ou très rare.

1° Stations à *P. integerrimum* seul ou associé seulement avec *H. cylindracea* : tableau 32.

Numéros	Altitude	n *R. t.*	*O. r.*	*H. c.*	*H. p.*	*G. e.*	*G. v.*	*P. i.*
1.....	1.600	45	0	0	0	0	0	31 (2,0)
5.....	1.500	38	0	24 (1,9)	0	0	0	42 (2,5)
6.....	1.300	75	0	0	0	0	0	57 (2,8)
25.....	1.690	33	+	30 (1,8)	0	+	0	18 (1,5)
26.....	1.640	30	+	53 (5,8)	0	+	+	17 (1,5)
27.....	1.500	30	+	62 (4,1)	+	0	+	38 (1,6)
48.....	1.540	30	0	50 (2,4)	0	0	0	20 (1,0)

TABLEAU 32

Ces stations sont toutes des stations de Cerdagne ou des vallées relativement basses. Les stations **2, 3, 4, 7, 8, 10, 35, 51** sont du même type que les exemples cités.

2° Stations à *P. integerrimum* associé avec des *Gorgoderidae* (plus *H. cylindracea*) ; tableau 33.

Source : MNHN, Paris

Numéros	Altitude	n *R. t.*	*O. r.*	*H. c.*	*H. p.*	*G. e.*	*G. v.*	*P. i.*
9.....	2.000	100	+	21 (2,4)	0	0	20 (3,6)	8 (2,1)
23.....	2.200	62	+	16 (1,9)	0	11 (4,8)	10 (5,1)	6 (1,0)
28.....	1.990	63	0	25 (3,1)	0	3 (5,5)	16 (2,8)	19 (1,8)
30.....	2.030	618	+	44 (2,0)	+	56 (10,8)	21 (3,1)	28 (1,9)
31.....	2.290	85	0	29 (2,5)	0	18 (5,5)	20 (4,7)	9 (1,7)
36.....	2.000	50	0	52 (1,9)	0	2 (1,0)	18 (1,7)	36 (1,4)
42.....	2.200	85	0	43 (2,1)	0	18 (4,3)	20 (5,0)	18 (1.4)
46.....	1.920	30	0	34 (2,5)	0	24 (3,4)	31 (2,7)	41 (4,4)
49.....	1.400	50	0	36 (2,7)	16,0 (14,4)	14 (2,0)	14 (1,6)	20 (1,8)
50.....	1.940	32	0	31 (3,2)	0	9 (4,0)	28 (4,2)	19 (1,3)

TABLEAU 33

Ces stations sont d'altitude plus élevée que les précédentes en règle générale (jusqu'à 2.290 m). Aucune ne fournit les conditions de milieu nécessaires à *Radix limosa* var. *glacialis*, premier hôte de *O. rastellus*. Les stations **18, 29, 44, 47, 52, 53** appartiennent à ce type.

3° Stations à *P. integerrimum* associé avec *O. rastellus* (plus *Gorgoderidae* et *H. cylindracea*) : tableau 34.

Numéros	Altitude	n *R. t.*	*O. r.*	*H. c.*	*H. p.*	*G. e.*	*G. v.*	*P. i.*
11.....	2.000	37	57 (24,2)	19 (1,7)	0	46 (4,0)	16 (2,8)	5 (1,0)
17.....	1.960	32	19 (9,3)	6 (1,0)	0	25 (2,2)	41 (5,0)	16 (2,4)
24.....	1.960	34	44 (9,1)	35 (1,8)	3,0 (2,0)	32 (4,4)	9 (3,0)	9 (2,0)

TABLEAU 34

Ces stations sont situées à des altitudes semblables aux précédentes mais elles constituent des biotopes à *R. limosa*, var. *glacialis*, donc à *O. rastellus*.

Ce sont les trois seules stations (sur 59) où nous avons rencontré *P. integerrimum* et *O. rastellus; P. integerrimum* y est présent *avec une fréquence très faible*. Elles représentent donc une zone très limitée où se recouvrent les aires de *P. integerrimum* et *O. rastellus*, aires qui sont partout ailleurs sensiblement complémentaires.

A l'échelle des individus, trois grenouilles seulement abritaient à la fois *P. integerrimum* et *O. rastellus*, et nous nous sommes demandé s'il n'existait pas un antagonisme entre les deux parasites. Mais les pourcentages moyens de *P. integerrimum* et *O. rastellus* dans ces

Source : MNHN, Paris

trois stations étant respectivement de 10 et 43 %, il n'existe que 4,3 chances sur 100 de rencontrer les deux parasites associés; l'effectif observé (3 sur 103) est donc tout à fait conforme aux probabilités. Il est certain que si l'on s'en tenait à une statistique régionale, l'association de ces deux parasites communs n'étant rencontrée que trois fois sur plus de 2.500 autopsies, on conclurait de manière erronée à un antagonisme. *L'antagonisme existe, mais il a pour origine un facteur écologique extrinsèque, ce qui lui donne un sens tout différent.*

4° Stations à *O. rastellus*, sans *P. integerrimum* (plus *Gorgoderidae* et *H. cylindracea*) ; tableau 35.

Numéros	Altitude	n *R. t.*	*O. r.*	*H. c.*	*H. p.*	*G. e.*	*G. v.*	*P. i.*
12.....	2.250	54	70 (15,2)	5 (1,3)	0	59 (6,1)	17 (2,3)	0
14.....	2.170	38	37 (6,8)	18 (1,7)	0	18 (3,4)	18 (4,2)	0
33.....	2.150	40	62 (21,6)	5 (3,0)	0	40 (8,5)	12 (2,0)	0
37.....	2.310	68	73 (42,7)	6 (1,0)	0	37 (6,6)	1 (1,0)	0
40.....	2.260	31	70 (60,6)	13 (1,2)	13 (1,2)	29 (2,4)	16 (1,4)	0
45.....	2.260	30	47 (19,9)	10 (1,0)	0	55 (3,8)	10 (3,0)	0
54.....	2.200	88	79 (45,0)	39 (1,2)	0	0	41 (3,3)	0

TABLEAU 35

Ces stations, toutes situées au-dessus de 2.100 m d'altitude, au-dessus de la zone à *P. integerrimum*, sont des biotopes convenant à *R. limosa*, var. *glacialis*. Ce sont les plus importants des « foyers » à *O. rastellus* (voir carte n° 2). On remarque que si l'on met à part la station 54, la plus orientale du groupe, ces stations se trouvent dans la zone où *G. euzeti* égale ou domine *G. vitelliloba*.

Les stations **20, 38** et **41** appartiennent à ce même type.

5° Stations à *Gorgoderidae*, sans *P. integerrimum* ni *O. rastellus* (plus, éventuellement, *H. cylindracea*) ; tableau 36.

Numéros	Altitude	n *R. t.*	*O. r.*	*H. c.*	*H. p.*	*G. e.*	*G. v.*	*P. i.*
16.....	2.350	79	0	2 (2,5)	0	48 (7,7)	11 (1,0)	0
32.....	2.100	31	+	15 (1,6)	0	9 (9,0)	6 (1,0)	0
34.....	2.300	32	0	16 (1,4)	0	13 (11,0)	12 (1,5)	0
57.....	2.100	52	0	0	0	0	36 (8,6)	0

TABLEAU 36

Ces stations sont celles qui, situées en dehors de la zone à *P. integerrimum*, ne constituent pas davantage des biotopes favorables à *R. limosa* var. *glacialis*.

Source : MNHN, Paris

Les stations **13, 15, 19, 21, 22, 39, 43, 55, 56, 58** et **59** ne nous ont également livré que des *Gorgoderidae*, éventuellement associés à *H. cylindracea*. Parfois, ces *Gorgoderidae* eux-mêmes sont très rares (station 32).

Le cas de la station **57**, dépourvue de *G. euzeti*, est à rapprocher de celui de la station **54** (tableau 35) ainsi que des stations **56, 58** et **59**, où *G. vitelliloba* est également le seul *Gorgoderidae* présent. Ces stations sont celles de la partie la plus orientale de la chaîne pyrénéenne, où nous avons déjà souligné l'absence de *P. integerrimum*. Il semble que, près de ses limites d'aire, *R. temporaria* présente une parasitofaune appauvrie par la disparition de *P. integerrimum*, *G. euzeti* et parfois *H. cylindracea*.

Les exemples que nous venons de citer montrent que la parasitofaune de nos stations répond à un certain nombre de types bien définis et que ces types résultent de la distribution géographique propre à chacune des espèces parasites, ainsi qu'en témoigne la carte n° 7.

Les tableaux 32 à 36 offrent plusieurs exemples de stations remarquablement proches sur le plan géographique, mais dans lesquelles la parasitofaune de *R. temporaria* est différente.

C'est le cas pour les stations **36** (voir tableau 33) et **37** (tableau 35) situées sur le trajet du même cours d'eau, à 2,500 km l'un de l'autre : les grenouilles de la station **36** sont parasitées en grand nombre (36 %) par *P. integerrimum*, jamais par *O. rastellus*, celles de la station **37** sont parasitées par *O. rastellus* (73 %) jamais par *P. integerrimum*. Les deux stations sont séparées par un verrou glaciaire de plus de 200 mètres de hauteur, recouvert d'une forêt de pins à crochets. La photographie de la planche 2 (en haut) montre la station **37** (à la croisée des deux petites flèches), la pente abrute couverte d'arbres, au-dessous le pla d'Envalira et tout à fait en bas, à droite, la station **36**. Non seulement il est vraisemblable que le verrou constitue un obstacle aux déplacements estivaux des grenouilles, donc à tout mélange des populations, mais encore que la présence de la forêt empêche la dissémination des *Sialis* porteurs de métacercaires d'*O. rastellus*. Le profil de la rivière entre les stations **36** et 37 est indiqué sur la figure 44 *b*.

La différence est aussi nette pour les stations **46** (tableau 33) et **45** (tableau 35), séparées par 1,700 km de cours d'eau seulement : 41 % des grenouilles de la station **46** sont parasitées par *P. integerrimum*, aucune par *O. rastellus*; 48 % des grenouilles de la station **45** sont parasitées par *O. rastellus*, aucune par *P. integerrimum*. Ici aussi, il existe une zone abrupte de près de 300 m de hauteur et couverte de forêts, entre les deux stations (voir figure 44 *c*).

Ces exemples montrent que les limites d'aires des Digènes sont d'autant plus nettes que les conditions de milieu varient brusquement. Chaque fois que cette variation brusque est réalisée (relèvement marqué d'un profil de vallée) les aires de *P. integerrimum* et *O. rastellus* sont réellement complémentaires. Elles ne se recouvrent légèrement (stations du tableau 34) que dans des vallées à profil plus doux, où les migrations des grenouilles permettent peut-être un certain brassage des populations.

Ces exemples sont à opposer à celui des stations **11** et **13**, séparées par 1,200 km de prairies et qui montrent un pourcentage très voisin de parasitisme par *O. rastellus* (respectivement 57 % et 51 %), bien que le cycle se déroule seulement dans la station **11** (voir p. 78).

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

RAPPORTS ENTRE LA PARASITOFAUNE ET LES ENSEMBLES BIOCLIMATIQUES

Nous avons à plusieurs reprises situé nos stations, ou bien l'aire de tel parasite, par rapport aux vallées, aux massifs montagneux, à des gradients d'altitude.

En cartographiant la répartition des Helminthes dans l'est des Pyrénées, nous avons vu apparaître des tracés qui s'apparentent de près à ceux des grandes caractéristiques géographiques, climatiques et biologiques des différentes parties de la chaîne. Les plateaux élevés de Cerdagne et du Capcir, les grandes vallées de l'Aude, de l'Ariège, du Carol, du Sègre ou de la Valira del Orient, les massifs du Carlit, de Fontargente, de Pessons-Campcardos ou de Carença, prennent place très naturellement dans la plupart des cartes de répartition ou de dominance des parasites.

La comparaison de ces cartes « éco-parasitologiques » avec des cartes hypsométriques, pluviométriques ou thermiques permettrait déjà de saisir les caractéristiques d'ensemble du milieu qui sont les plus favorables au déroulement du cycle de chaque Helminthe. Caractéristiques du milieu dont, à cette échelle, on ne préjuge plus du mode d'action, mais qu'on envisage sous leur aspect global, dans leur corrélation avec la maladie parasitaire.

Mais nous pensons que la comparaison la plus naturelle peut se faire avec la végétation, intégrateur précis et fidèle de l'ensemble des conditions de milieu.

Nous avons reproduit (carte n° 8) le tracé des « étages altitudinaux des Pyrénées-Orientales », d'après BRAUN-BLANQUET (1948). Si on compare nos cartes de répartition et notamment la carte n° 7 avec la carte de BRAUN-BLANQUET, on voit qu'il existe entre elles d'indiscutables affinités : ce sont les mêmes ensembles qui apparaissent sur les deux cartes et la limite inférieure de l'étage des pelouses alpines n'est pas loin — si l'on fait abstraction de la différence de précision dans le tracé — de correspondre à plusieurs de nos limites d'aires parasitologiques.

Nous ne nous étendons pas davantage sur cette comparaison, car il serait certainement prématuré d'écrire que dans l'est des Pyrénées, *P. integerrimum* disparaît à la limite supérieure de l'étage subalpin à *Pinus uncinata* (nommé Pin mugo par BRAUN-BLANQUET) ou que *O. rastellus* caractérise la base de l'étage alpin. Mais il est manifeste que la végétation peut être un indicateur du milieu en matière d'éco-helminthologie, que ce soit à l'échelle du biotope, comme nous l'avons montré à propos de *O. rastellus*, ou à l'échelle de l'étage, ainsi qu'il vient d'être indiqué.

Ce qui paraît le plus caractéristique, c'est que les parasites que nous avons étudiés sont, par l'ensemble des phases de leurs cycles, plus sensibles au milieu que l'hôte définitif qui les héberge : *R. temporaria* forme des colonies très semblables dans une aire aux altitudes et aux conditions de milieu nettement variables, tandis que ses Helminthes ne trouvent des conditions favorables à leurs cycles que dans certaines portions de cette aire.

Nous pensons qu'il faut voir dans cette sensibilité au milieu l'addition, l'intégration de l'ensemble des facteurs écologiques qui interviennent dans le cycle, que ce soit sur le parasite lui-même ou sur chacun de ses hôtes. Cette sensibilité du cycle à la variation des conditions de milieu est d'autant plus grande qu'il comporte un plus grand nombre d'écologies successives et que ces écologies sont plus étroitement définies.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSION

Nous avons étudié, expérimentalement et sur le terrain, les cycles biologiques de cinq espèces de Digènes, tous parasites de *Rana temporaria* et de trois espèces de Monogènes, parasites respectifs de *Rana temporaria*, *Pelobates cultripes* et *Hyla meridionalis*.

Sur le plan systématique, trois des Digènes de *R. temporaria* appartiennent à des espèces déjà connues : il s'agit de *Opisthioglyphe rastellus* (Olsson, 1876), *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800) et *Gorgoderina vitelliloba* (Olsson, 1876). Les deux autres ont été décrits d'après le matériel récolté au cours de ce travail : *Haematoloechus pyrenaicus* Combes, 1965 et *Gorgodera euzeti* Lecs et Combes, 1967.

Chez les Monogènes, deux des espèces étudiées sont déjà connues : *Polystoma integerrimum* (Fröhlich, 1798) et *Polystoma gallieni* Price, 1938; la troisième, *Polystoma pelobatis* (Euzet et Combes, 1965) a été décrite à la suite de nos recherches.

Sur le plan biologique, nous avons réalisé expérimentalement les cycles biologiques des cinq Digènes et des trois Monogènes.

Les cycles des Digènes ont été suivis depuis le premier hôte jusqu'à l'hôte définitif :

— le cycle de *O. rastellus*, déjà connu dans la région parisienne, présente dans les Pyrénées des modalités nouvelles : le premier hôte intermédiaire, *Radix limosa glacialis* est différent et les métacercaires admettent de nombreuses catégories d'hôtes possibles au lieu d'une seule. Le cycle peut être du type à deux ou à trois hôtes : dans le premier cas, la cercaire s'enkyste chez l'Amphibien (têtard ou adulte) et se dékyste sur place en quelques jours; dans le second cas, elle s'enkyste chez les larves de *Sialis* (Insecte Mégaloptère) et se dékyste seulement dans le tube digestif d'un Amphibien prédateur.

— le cycle de *H. cylindracea*, mal connu jusqu'ici, se révèle d'un type nouveau pour un parasite pulmonaire, le deuxième hôte intermédiaire étant supprimé : les cercaires s'enkystent directement dans la cavité buccale de l'hôte définitif, puis se dékystent et gagnent les voies pulmonaires;

— le cycle de *H. pyrenaicus*, décrit pour la première fois, est le premier cycle d'*Haematoloechidae* européen utilisant un Mollusque *Ancylidae* comme premier hôte, le cycle d'une espèce américaine seulement ayant été pressenti, mais non démontré comme tel. Le deuxième hôte est soit un Odonate, hôte classique, soit un Plécoptère, hôte nouveau pour cette famille de Digènes;

— le cycle de *G. euzeti*, également nouveau, est de type classique : le premier hôte est un Mollusque *Sphaeriidae* du genre *Pisidium*, le deuxième hôte peut être un Insecte Mégaloptère (*Sialis*) ou un têtard d'Anoure;

— le cycle de *G. vitelliloba* se déroule dans les Pyrénées tel qu'il est connu dans d'autres régions : l'espèce admet un *Pisidium* comme premier hôte intermédiaire et l'enkystement a lieu dans les mêmes hôtes que chez l'espèce précédente.

Les cycles des Monogènes ont permis de mettre en lumière une série de faits nouveaux sur la biologie de ces parasites.

Nous avons obtenu et décrit les stades larvaires, jusqu'ici inconnus, de *P. pelobatis* et de *P. gallieni*. La découverte de formes néoténiques chez ces deux espèces autorise à considérer le phénomène de la néoténie comme beaucoup plus répandu chez ces organismes qu'on ne le soupçonnait. Les néoténiques présentent des caractères morphologiques et biologiques originaux.

Nous avons montré que le déterminisme du développement néoténique chez *P. pelobatis* est très différent de celui qui est connu chez *P. integerrimum* puisqu'il se produit chez des têtards âgés de quelques jours à plusieurs mois. Nous avons fait chez *P. pelobatis* la démonstration expérimentale de l'existence de néoténiques fils, issus des œufs de la génération néoténique.

Un cycle de type endoxène qui se déroule dans la vessie de l'hôte et que nous appelons

Source : MNHN, Paris

cycle interne a été découvert. Ce cycle met en jeu un phénomène d'ovoviviparité avec fixation sur place des larves gyrodactyloïdes. Il permet d'expliquer plusieurs aspects de la biologie des *Polystomatidae*.

Aux corrélations déjà connues chez *P. integerrimum* entre le cycle sexuel de l'hôte et celui du parasite, nous ajoutons les exemples de *P. gallieni* et *P. pelobatis* : chez *P. gallieni*, il existe une période de ponte correspondant à la ponte annuelle unique de son hôte; chez *P. pelobatis*, on observe deux pontes annuelles synchronisées avec les deux pontes de l'hôte. L'existence d'une ou de deux périodes de ponte chez le Pélobate est liée, d'après nos recherches, à des facteurs mésologiques.

L'ensemble de ces nouveaux aspects de la biologie des *Polystomatidae* nous amène à proposer une interprétation de la néoténie fondée sur les rapports entre l'évolution de ces parasites et l'écologie de leurs hôtes amphibiens : le néoténique est considéré comme une forme ancestrale représentant un stade initial de l'évasion des Monogènes hors de leurs hôtes-poissons. Cette interprétation permet de saisir en partie quelle a pu être l'évolution du groupe. Il est remarquable qu'un même organisme ait gardé la possibilité de deux écomorphoses parfaitement distinctes, qui représentent, selon nous, deux stades, l'un ancestral, l'autre moderne, de son évolution.

Sur le plan écologique, nous avons cherché à savoir, lorsque le problème se posait, quels sont les facteurs du milieu qui interviennent principalement dans le cycle biologique des Helminthes.

Chez les Digènes, la recherche sur le terrain des hôtes effectivement parasités conduit à considérer le problème sous des angles différents suivant les espèces.

Nous avons étudié les rapports entre la chorologie du premier hôte et celle du parasite chez les espèces manifestant pour ce premier hôte une spécificité étroite. Lorsque le premier hôte est représenté par une espèce unique, nous nous sommes attachés à définir certains traits de son écologie; c'est le cas pour *O. rastellus* (premier hôte : *Radix limosa glacialis*), *H. cylindracea* (premier hôte : *Galba truncatula*), *H. pyrenaicus* (premier hôte : *Ancylus fluviatilis*). Chez les *Gorgoderidae*, nous avons démontré que la spécificité vis-à-vis du premier hôte est différente suivant les espèces; en outre, lorsqu'une espèce admet plusieurs hôtes possibles (cas de *Gorgoderina vitelliloba*), la statistique montre qu'ils ne sont pas parasités avec les mêmes fréquences.

Nous avons recherché le processus selon lequel le deuxième hôte est infesté et les raisons, d'ordre éthologique le plus souvent, pour lesquelles l'un des hôtes possibles est généralement plus parasité que les autres. A la recherche expérimentale des *hôtes possibles* (organismes où peut évoluer le parasite) et des *hôtes préférentiels* (organismes chez lesquels, à conditions d'expériences égales, le parasite évolue de préférence), nous ajoutons la recherche des *hôtes effectifs* (organismes chez lesquels le parasite évolue réellement dans un biotope donné). Dans le cycle de *O. rastellus*, les facteurs écologiques déterminent l'orientation vers un cycle à deux hôtes ou vers un cycle à trois hôtes; chez cette espèce, nous avons pu rattacher cette orientation à la fois à l'écologie du premier hôte, au comportement de l'hôte définitif et aux caractéristiques du biotope. Chez les *Gorgoderidae*, c'est le comportement des cercaires, différent selon les espèces, qui détermine leur prédation par un organisme déterminé (têtard ou larve de *Sialis*) et leur évolution ultérieure dans celui-ci.

Certains aspects de l'éthologie de *R. temporaria* se sont révélés différents suivant le sexe; nous avons établi un rapport entre cette éthologie et les variations saisonnières dans l'infestation par les Digènes.

Chez les Monogènes, après une étude des conditions précises de développement des œufs d'Amphibiens et des œufs de Polystomes, nous avons montré comment le comportement de *R. temporaria* et les caractéristiques mésologiques du lieu de ponte interviennent favorablement ou défavorablement sur l'apparition de la génération néoténique de *P. integerrimum*. Cette génération est très rare, et souvent absente, dans l'est des Pyrénées. Par contre, les néoténiques de *P. pelobatis* et *P. gallieni* ont été découverts en abondance dans la nature, car leurs conditions de développement, déduites de l'expérimentation, les rend peu contingents du milieu dans notre région.

Le comportement des larves dans la cavité branchiale des têtards a été étudié chez nos trois espèces, ce qui a permis de constater que, selon qu'elles sont ou non néoténiques, les

Source : MNHN, Paris

larves recherchent des micro-milieux différents de la cavité. Nous avons pu élucider les modalités du changement de niche écologique des larves (migration depuis la cavité branchiale jusqu'à la vessie par la peau) au moment de la métamorphose du têtard.

La spécificité des larves de Polystomes pour les têtards de différentes espèces d'Amphibiens a fait l'objet d'une série d'expériences qui permettent de conclure à une spécificité très étroite.

Une étude biogéographique, fondée sur les recensements effectués dans une série de 65 stations, a donné des résultats apparemment uniformes pour les parasites du Pélobate et de la Rainette, mais a permis de déterminer des aires particulières pour les Helminthes de *Rana temporaria*. Chez les Digènes, *O. rastellus* est limité à une série de foyers bien définis, en corrélation avec la présence de *R. limosa glacialis*. *H. cylindracea* est présent dans presque toutes les stations, mais se raréfie dans les massifs les plus élevés. *H. pyrenaicus* est une espèce sporadique, présente dans quatre stations seulement. *G. euzeti* et *G. vitelliloba* coexistent dans beaucoup de stations, mais avec une dominance du premier sur le second aux fortes altitudes et une dominance inverse aux altitudes moyennes. Chez les Monogènes, *P. integerrimum*, absent au centre des massifs montagneux, est une espèce de hauts plateaux et de vallées dans notre région.

Un essai de biogéographie comparée, d'après la distribution des Digènes et Monogènes de *R. temporaria* a permis de rechercher des corrélations entre les aires de ces parasites; nous avons constaté par exemple, que les aires du Digène *O. rastellus* et du Monogène *P. integerrimum* sont presque partout complémentaires, sans qu'un antagonisme authentique en soit la cause. Nous avons mis en évidence le rôle des variations du relief dans la sélection écologique des Helminthes et nous avons cru pouvoir rapprocher les tracés de nos cartes épidémiologiques des limites bio-climatiques définies dans la région, en nous référant notamment aux zones de végétation.

Ces recherches nous ont ainsi permis de mener parallèlement une étude expérimentale des cycles biologiques et une observation de ces mêmes cycles tels qu'ils se déroulent réellement en fonction des facteurs écologiques. Nous pensons qu'une étude de ce type permet de comprendre de nombreux aspects des relations des êtres vivants entre eux et avec l'ensemble des facteurs du milieu, et dans certains cas, de soupçonner l'évolution des groupes par adaptation biologique. Que le cycle d'un Helminthe se déroule différemment au laboratoire et dans la nature, que dans la nature même, le milieu sélectionne des modalités variées, laisse soupçonner quelle peut être l'origine des processus actuels de transmission. Que la distribution des parasites d'Amphibiens dans une région définie présente des rapports indiscutables avec les variations d'ensemble du milieu, prouve combien il est nécessaire d'intégrer les parasites dans l'étude des biocénoses.

Cette étude doit relever à la fois de l'écologie qualitative et de l'écologie quantitative. Si la première, associée à l'étude des problèmes purement biologiques, permet de connaître les processus fondamentaux de transmission des maladies parasitaires, la seconde seule permet de cerner avec précision les relations existant entre les populations des organismes envisagés.

On doit ajouter que les comparaisons d'ordre biogéographique prendront tout leur sens lorsqu'elles pourront se faire dans un cadre spatial beaucoup plus vaste que celui de notre travail. Nous pensons que les recherches ne doivent pas s'arrêter, mais se multiplier lorsqu'un cycle biologique est connu. C'est en accumulant les résultats dans des régions différentes que l'on comprendra les relations profondes des cycles avec le milieu et peut-être les mécanismes de leur évolution.

Enfin, si nous pensons qu'entre 1961 et 1966, les cycles de Plathelminthes de nos trois Amphibiens répondent, dans l'est des Pyrénées, à la description que nous en avons donnée, cette stabilité apparente et peut-être momentanée ne doit pas faire perdre de vue l'éventualité d'une transformation progressive. Il est nécessaire de rechercher comment, avec le temps, des changements peuvent se produire, de découvrir le sens et le pourquoi de ces changements. Cet aspect dynamique sera dans beaucoup de cas le plus difficile à saisir, car, à l'échelle humaine, le travail d'un chercheur dissimule souvent la lente transformation des phénomènes biologiques, de même qu'un « coup de flash » photographique immobilise les objets en mouvement.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ALLEE W. C. et coll., 1961. — Principles of animal Ecology. W. B. Saunders Comp. Edit. Philadelphia and London, 837 p.

ALVEY C. H., 1936. — The morphology and development of the monogenetic trematode *Sphyranura oligorchis* (Alvey, 1933), and the description of *Sphyranura polyorchis* n. sp. *Parasitology*, 28 (2), 229-253.

ANDRÉ E., 1912. — Recherches parasitologiques sur les Amphibiens de la Suisse. *Rev. Suisse Zool.*, 20 (7), 471-485.

ANDRÉ E., 1913. — Recherches parasitologiques sur les Amphibiens de la Suisse. *Rev. Suisse Zool.*, 21 (1), 179-200.

ANGEL F., 1946. — Faune de France, 45 : Reptiles et Amphibiens. Lechevalier édit., Paris, 204 p.

ASTRE G., 1922. — Les Mollusques des eaux lacustres pyrénéennes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 50, 11-47.

ASTRE G., 1925. — Quelques stations de Mollusques des eaux lacustres pyrénéennes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 53, 125-130.

BAER J. G., 1932. — Contribution à la faune helminthologique de la Suisse (2e partie). *Rev. Suisse Zool.*, 39, 1-57.

BAER J. G., 1951. — Ecology of animal parasites. Univ. Illinois Press. Urbana, 224 p.

BAER J. G., 1957. — Répartition et endémicité des Cestodes chez les reptiles, oiseaux et mammifères. Premier Symposium Spécifité parasitaire. Parasites de Vertébrés, *Neuchâtel*, 270-290.

BAER J. G., 1961. — Aspects écologiques de la répartition des parasites chez leurs hôtes. *Wiadom. Parazytol. Obstyn.* 7, 671-686.

BAER J. G., 1964. — Écologie et spécificité des plathelminthes parasites. *Bibl. Microbiol.*, 4, 43-51.

BAER J. G. et EUZET L., 1961. — Classe des Monogènes (in *Traité de Zoologie*, publié sous la direction de M. Pierre P. Grassé). T. IV, 243-325.

BAER J. G. et JOYEUX Ch., 1961. — Classe des Trématodes (in *Traité de Zoologie*, publié sous la direction de M. Pierre P. Grassé). T. IV, 561-677.

BAILENGER J. et CHANSEAU J., 1954. — Étude des vers parasites des Amphibiens Anoures de la région de Bordeaux. Nouvelles espèces. *Ann. Parasitol.*, 29 (5-6), 546-560.

BAILENGER J. et NEUZIL E., 1953. — Nouvelles techniques d'examen des helminthes : fixation, coloration montage. *Ann. Parasitol.*, 28 (5-6), 392-398.

BALCELLS R. E., 1956. — Estudio morfológico, biológico y ecológico de *Rana temporaria* L. *Publ. Inst. Biol. Apl. Barcelona*, 24, 81-103.

BALCELLS R. E., 1964. — Vertebrados de las islas Medas. *Publ. Inst. Biol. Apl., Barcelona*, 36, 39-70.

BECK P., 1943. — Note préliminaire sur la faune herpétologique des Hautes-Pyrénées. *Bull. Soc. Sc. Acad. Hautes-Pyrénées*, 51.

BEDNARZ S., 1960. — On the biology and ecology of *G. truncatula* Müll. and cercariae of *Fasciola hepatica* L. in the basin of the river Barycz. *Acta Parasitol. Polon.*, 8.

BENTON A. H. et WERNER W. E., 1964. — Manual of field biology and ecology. Burgess Publishing Comp. Edit., Minneapolis (3e édit.), 225 p.

BENTON A. H. et WERNER W. E., 1966. — Field biology and ecology. McGraw-Hill. B. Comp. Edit., New York (2e édit.), 499 p.

BEVERLEY-BURTON M., 1962. — Some monogenetic trematodes from Amphibia of Southern Rhodesia including a new species *Polystoma mashoni* sp. n., from *Bufo regularis* (Reuss). *J. Parasitol.*, 48 (5), 752-757.

BIROT P., 1937. — Recherches sur la morphologie des Pyrénées-Orientales franco-espagnoles. Baillère et Fils. Édit., Paris.

BODENHEIMER F. S., 1955. — Précis d'écologie animale. Payot Édit., Paris, 315 p. (traduit par J. Theodoridès).

BOVET J., 1967. — Contribution à la morphologie et à la biologie de *Diplozoon paradoxum* V. Nordmann, 1832. *Bull. Soc. neuchâtel. Sc. Nat.* 90, 63-159,

BOYCOTT A. E., 1936. — The habitats of fresh-water mollusca in Britain. *J. Anim. Ecol.*, 5.

BRAUN-BLANQUET J., 1948. — La végétation alpine des Pyrénées-Orientales. Étude de phytosociologie comparée. Monografia de la estacion de estudios pirenaicos y del instituto espanol de edafologia, ecologia y fisiologia vegetal, Barcelona, 306 p.

BRIQUET J., 1910. — Prodrome de la flore corse. T. I. Lechevalier Édit. Paris, 656 p.

BRUMPT E., 1943. — Recherches biologiques diverses concernant le cycle évolutif du Trématode *Opisthioglyphe ranae* (Plagiorchidae). *Ann. Parasitol.*, 20, 209-243.

Source : MNHN, Paris

Bychowsky B. E., 1933. — Die Amphibien Trematoden aus der Umgegend von Kiev. *Zool. Anz.*, 102, 44-58.

Bychowsky B. E., 1958. — Monogenetic trematodes, their systematics and phylogeny. *Acad. Nauk. S.S.S.R.*, 509 p.

Bychowsky B. E. et Gussev A. V., 1966. — The study of the parasite fauna in the Soviet Union and its main theoretical and practical results. First Int. Congr. Parasitol. Rome Tamburini Edit., Milan, 574-575.

Bykhovskaya-Pavlovskaya I. E., 1957. — The question of specificity of trematodes. *Trud. Leningr. Estestv. Zool.*, 73 (4), 171-177 (en russe).

Bychovskaya-Pavlovskaya I., 1966. — The influence of alimentary factors on the fauna of bird trematodes. First Int. Congr. Parasitol., Rome, Tamburini Edit., Milan, 527-528.

Byrd E. E., Venard C. E. et Reiber R. J., 1940. — The excretory system in Trematoda. I. Studies on the excretory system in the Trematode subfamily Gorgoderinae Looss, 1899. *J. Parasitol.*, 26 (5), 407-420.

Cahet P. et Knoepffler L. Ph., 1963. — *Rana temporaria temporaria* dans la Sierra de Gredos. *Vie et Milieu*, 14, 879-882.

Cambar R. et Carat J., 1960. — Sur le mode de différenciation sexuelle de *Rana temporaria L.* dans la région de Font-Romeu (Pyrénées-Orientales). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 95 (4), 413-416.

Carrere P., 1933. — Rapport entre le développement des Batraciens anoures et la destinée de leurs métacercaires. *C. R. Soc. Biol.*, 120, 155.

Casteras P., 1933. — Recherches sur la structure du versant nord des Pyrénées centrales et orientales. Thèse, Paris.

Cavet P., 1959. — Le Paléozoïque de la zone axiale des Pyrénées orientales françaises entre le Roussillon et l'Andorre (Étude stratigraphique et paléontologique). *Bull. Serv. Carte géol. Fr.*, 254, 216 p.

Cheng T. C., 1963 *a*. — Activation of *Gorgodera amplicava* Cercariae by Molluscan Sera. *Exper. Parasitol.*, 13, 342-347.

Cheng T. C., 1963 *b*. — Histological and Histochemical Studies on the Effects of Parasitism of *Musculium portumeium* (Say) by the larvae of *Gorgodera amplicava* Looss. *Proc. Helminth. Soc. Washington*, 30 (1), 101-107.

Cheng T. C., 1964. — The Biology of animal parasites. W. B. Saunders Comp. Edit. Philadelphia and London, 727 p.

Chowaniec W. et Drozdz J., 1959. — Badania nad biologia i ekologia *Galba truncatula* oraz formami larwalnymi *Fasciola hepatica*. *Acta Parasitol. Polon.*, 7 (6), 143-160 + pl.

Combes C., 1964. — Trématodes parasites de *Rana temporaria* L. dans la haute vallée de Carença (P.-O.). Vol. Jub. G. Petit, *Vie et Milieu*, suppl. 17, 91-95.

Combes C., 1965 *a*. — *Haematoloechus pyrenaicus* n. sp. (*Trematoda, Haematoloechidae*) parasite d'Amphibiens Anoures dans les Pyrénées. *Ann. Parasitol.*, 40 (4), 459-465.

Combes C., 1965 *b*. — *Euzetrema knoepffleri* n. gen., n. sp. (*Monogenea*), parasite interne d'un Amphibien endémique de Corse. *Ann. Parasitol.*, 40 (4), 451-457.

Combes C., 1966 *a*. — Recherches sur les formes néoténiques de *Polystomatidae* (*Monogenea*). Néoténiques de *Polystoma integerrimum pelobatis* Euzet et Combes, 1966, obtenus expérimentalement chez *Pelobates cultripes* (Cuvier). *Bull. Soc. neuchâtel. Sc. nat.*, 89, 5-17.

Combes C., 1966 *b*. — Recherches expérimentales sur la spécificité parasitaire des Polystomes de *Rana temporaria* L. et de *Pelobates cultripes* (Cuv.). *Bull. Soc. Zool. France*, 91 (3), 439-444.

Combes C., 1966 *c*. — Un Monogène nouveau chez un Amphibien endémique de Corse. First Int. Congr. Parasitol. Rome, Tamburini Edit., Milan, 534-535.

Combes C., 1967 *a*. — Corrélations entre les cycles sexuels des Amphibiens Anoures et des *Polystomatidae* (*Monogenea*). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 264 (D), 1051-1052.

Combes C., 1967 *b*. — Recherches sur les formes néoténiques de *Polystomatidae* (*Monogenea*). Présence d'une forme néoténique chez *Polystoma galheni* Price, 1938. *Bull. Soc. neuchâtel. Sc. nat.* 90, 205-214.

Combes C., 1967 *c*. — Biologie des Polystomatidae (Monogenea) : existence et démonstration expérimentale des possibilités de cycle interne direct. *Bull. Soc. Zool. France*, 92 (1), 129-133.

Companyo L., 1861-1864. — Histoire naturelle du département des Pyrénées orientales. 3 vol., Alzine Édit., Perpignan.

Criolano C. C., 1957. — Ecological Factors Affecting the Numbers of Snails in Permanent Bodies of Water. *J. Trop. Med. and Hyg.*, 60 (10), 250-256.

Cridland C. C., 1957. — Ecological Factors Affecting the Numbers of Snails in Temporary Bodies of Water. *J. Trop. Med. and Hyg.*, 60 (12), 287-293.

Darlington P. J., 1957. — Zoogeography. The geographical distribution of animals. Wiley and Sons Edit., New York and London, 675 p.

Dawes B., 1956. — The Trematoda, with special reference to British and other European forms. Cambridge Univers. Press., Edit., 644 p.

De Filippi F., 1854. — Mémoire pour servir à l'histoire génétique des Trématodes. *Mem. R. Accad. Torino*, 2e sér., 15, 331-358.

Source : MNHN, Paris

DINNIK T. A., 1926. — Les helminthes parasites de *Rana temporaria* des environs de Gwileti (route militaire géorgienne). *Rabot. Severo-Kavkaz. Gidrobiol. Stansii Gorskom Sel'sko-Khoz Inst.*, 1 (2), 46-53.

DOBROVOLSKY A. A., 1965. — Some new Data on the life-cycle of *Opisthioglyphe ranae* Fröhlich, 1791 (Plagiorchidae). *Helminthologia*, 6, 205-221 (en russe).

DOGIEL V. A., 1964. — General Parasitology. Oliver and Boyd Edit., 516 p. (trad. du russe par Z. Kabata).

DOLLFUS R.-Ph., 1949. — *Distomum rubens* F. Dujardin, 1845 (= *exasperatum* Rudolphi, 1819), retrouvé en France et redécrit. *Ann. Parasitol.*, 24 (5-6), 436-442.

DOLLFUS R.-Ph., 1957. — Sur trois Distomes (*Telorchis*, *Opisthioglyphe*, *Astiotrema*) de couleuvres du genre *Natrix* Laurenti, 1768. *Ann. Parasitol.*, 31 (1-2), 41-55.

DOLLFUS R.-Ph., 1958. — Miscellanea helminthologica marocana XXVIII. Sur deux espèces de *Gorgoderidae* (*Trematoda Digenea*) de la vessie de *Rana ridibunda* Pallas, au Maroc. *Arch. Inst. Pasteur Maroc*, 5 (8), 551-562.

DOLLFUS R.-Ph., 1960. — Groupement des espèces dans la sous-famille *Opisthioglyphinae* R.-Ph. Dollfus, 1949. *Libro Homen. Dr. E. Caballero y C.*, Mexico, 113-117.

DOLLFUS R.-Ph. et coll., 1961. — Station expérimentale de Parasitologie de Richelieu (Indre-et-Loire). Contribution à la faune parasitaire régionale. *Ann. Parasitol.*, 36 (3), 169-451.

DOLLFUS R.-Ph., DOBY J. M. et LAURENT P., 1961. — Sur une Xiphidiocercaire parasitant *Limnaea truncatula* (O. F. Müller) en Haute-Savoie et s'enkystant dans les larves de moustiques. *Bull. Soc. Zool. France*, 85 (5-6), 331-347.

DUBININA M. N., 1964. — Ligulidae (Cestoda : Pseudophyllidea) and their evolution. « *Nauka* », Leningrad, 12 p.

DUBININA M. N., 1966. — *Ligulidae* (Cestoda : Pseudophyllidea) and their evolution. First Int. Congr. Parasitol. Rome, Tamburini Edit., Milan, 549-550.

DUBOIS G., 1928. — Les cercaires de la région de Neuchâtel. *Bull. Soc. neuchâtel. Sc. nat.*, 53 (NS., 2), 3-177.

DUSSART B., 1952. — Contribution à la connaissance des lacs pyrénéens. *Ann. Stat. Centr. Hydrobiol. appl.*, 4, 319-337.

DUSSART B., 1966. — Limnologie. L'étude des eaux continentales. Gauthier-Villars Edit., Paris, 677 p.

EBRAHIMZADEH A., 1966. — Histologische Untersuchungen über den Feinbau des Oogenotop bei digenen Trematoden. *Z. für Parasitenk.*, 27 (2), 127-128.

ECKSTEIN F., 1922. — Beiträge zum Kenntnis der Stechmückenparasiten. *Centralbl. f. Bakt. Paras., Abt. I, Orig.*, 88 (2), 128-135.

ELTON Ch., 1962. — Animal Ecology. Sidgwick and Jackson Edit., London (9e édit.), 204 p.

EUZET L. et COMBES C., 1964. — Sur un *Polystomatidae* (*Monogenea*) récolté à Madagascar chez *Rana mascareniensis* Duméril et Bribon. *Bull. Soc. Zool. France*, 89 (4), 392-401.

EUZET L. et COMBES C., 1966. — *Polystoma integerrimum pelobatis* n. subsp. (*Monogenea*) parasite de *Pelobates cultripes* (Cuvier, 1829). *Ann. Parasitol.*, 41 (2), 109-118.

EUZET L. et COMBES C., 1967 *a*. — Présence au Nord-Tchad de *Eupolystoma alluaudi* (De Beauchamp, 1913). *Ann. Parasitol.* 42 (4), 403-406.

EUZET L. et COMBES C., 1967 *b*. — Présence au Maroc de *Polystoma gallieni* Price, 1938 (*Monogenea*) chez *Hyla meridionalis* Boettger, 1874. *Arch. Inst. Pasteur Maroc* (sous presse).

EUZET L., COMBES C. et KNOEPFFLER L.-Ph., 1966. — Parasites d'Amphibiens du Gabon : *Polystomatidae* (Monogenea). Considérations sur la répartition géographique des *Polystomatidae* africains et malgaches actuellement connus. *Biologia Gabonica*, 2 (3), 215-233.

EWENS W. H., 1961. — The influence of the density of snails on incidence of larval Trematodes. *Parasitology*, 54, 579-583.

FERNANDES J. C., 1958. — Notas sôbre algunas espécies do gênero « *Gorgoderina* » Looss, 1902 (*Trematoda, Gorgoderidae*). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 56 (1), 1-15.

GALLIEN L., 1932 *a*. — Sur la reproduction néoténique chez *Polystomum integerrimum* Fröl. *C. R. Acad. Sc.*, 194, 1852.

GALLIEN L., 1932 *b*. — Sur l'évolution de la génération issue des formes néoténiques de *Polystomum integerrimum* Frol. *C. R. Acad. Sc.*, 195, 77.

GALLIEN L., 1933. — Transformations histologiques corrélatives du cycle sexuel chez *Polystomum integerrimum* Fröl. *C. R. Acad. Sc.*, 196, 426-248.

GALLIEN L., 1934. — Sur le déterminisme de la dualité d'évolution des larves chez *Polystomum integerrimum* Fröl. *C. R. Acad. Sc.*, 199, 229.

GALLIEN L., 1935. — Recherches expérimentales sur le dimorphisme évolutif et la biologie de *Polystomum integerrimum* Fröl. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, 12 (1), 1-181.

GALLIEN L., 1938 *a*. — Sur la spécificité parasitaire de *Polystomum integerrimum* (Fröl.). *Bull. Soc. Zool. France*, 63 (4-5), 249-251.

GALLIEN L., 1938 *b*. — Sur un Polystome parasite de *Hyla arborea* L. var. *meridionalis* Boettger. Note prélim. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 63, 251-254.

GALLIEN L., 1941. — Sur une race différenciée de *Rana temporaria* de la région pyrénéenne. *Bull. Soc. Zool. France*, 66, 80.

Source : MNHN, Paris

GALLIEN L., 1947. — Description de *Polystomum gallieni* E. W. Price (*Monogenea, Polystomatidae*) parasite de *Hyla arborea* var. *meridionalis* Boettger. *Ann. Parasitol.*, 22 (1-2), 24-29.

GAURIER L., 1934. — Les lacs des Pyrénées françaises. Paris, 319 p.

GAUSSEN H., 1926. — Végétation de la moitié orientale des Pyrénées. Sub-climat-végétation. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 55, 1-571.

GAUSSEN H., 1934 *a*. — Carte de la pluviosité annuelle du Sud-Ouest de la France et des Pyrénées. Minist. Tr. Publ., Paris.

GAUSSEN H., 1934 *b*. — Géographie botanique et agricole des Pyrénées orientales. Doc. Carte prod. vég., Paris.

GERMAIN L., 1930. — Faune de France : 21, Mollusques terrestres et fluviatiles. Lechevalier Edit., Paris, 897 p.

GINETSNISKAYA T. A. et SHTEIN G. A., 1961. — Characteristics of the parasitic fauna of invertebrates and the application of basic rules of ecological parasitology to these infections. *Vestnik Leningr. Univ. S. Biol.*, 16 (15), 60-72 (en russe).

GINETSINSKAYA T. A. et DOBROVOLSKI A. A., 1963. — A new method for finding sensillae in trematode larvae and the significance of these structures in classification. *Dokl. Akad. Nauk S.S.S.R.*, 151 (2), 460-463.

GISIN H., 1949. — L'écologie. Mus. Hist. nat. Genève, 89-98.

GOLIKOVA M. N., 1960. — Étude écologico-parasitologique des biocénoses de quelques lacs de la région de Kaliningrad. I. Parasitofaune des Anoures. *Zool. J.*, 39 (7), 984-993 (en russe).

GOODCHILD C. G., 1939. — *Cercaria conica* n. sp. from the clam *Pisidium abditum* Haldeman. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 58, 179-184.

GOODCHILD C. G., 1943. — The life-history of *Phyllodistomum solidum* Rankin, 1937, with observations on the morphology, development and taxonomy of the *Gorgoderinae* (*Trematoda*). *Biol. Bull.* 84, 59-86

GOODCHILD C. G., 1945. — Additional observations on the life-history of *Gorgodera amplicava* Looss 1899. *J. Parasitol.*, 31 (6), 22.

GOODCHILD C. G., 1948. — Additional observations on the bionomics and life-history of *Gorgodera amplicava* Looss, 1899 (*Trematoda : Gorgoderidae*). *J. Parasitol.*, 34 (5), 407-427.

GORDON R. M., DAVEY T. H. et PEASTON H., 1934. — The transmission of human bilharziasis in Sierra Leone, with an account of the life-cycle of the schistosomes concerned, *S. mansoni* and *S. haematobium*. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 28 (3), 323-418.

GORSHKOV P. V., 1964. — Independence of ontogenesis and annual reproductive cycle of *Polystoma integerrimum* from hormonal activity of its host (*Rana temporaria* L.) *Zool. J.*, 43 (2), 272-274.

GRABDA B., 1956. — Pasozyty zab jeziora Goldapiwo. *Wiadomosci Parazytol.*, 5, *suppl.*, 211-212.

GRABDA B., 1961. — Life-cycle of *Haematoloechus similis* [Looss, 1899] (*Trematoda, Plagiorchiidae*). *Acta Parasitol. Pol.*, 8 (21/32), 357-367.

GRAEFE G., 1966. — Die Drüsen der einzelnen Trematodenstadien und ihre mögliche Funktion als Hinweis auf den weiteren Entwicklungsverlauf des Parasiten. First Int. Congr. Parasitol. Rome, Tamburini Edit., Milan, 7-8.

GRASSÉ P. P., 1937. — Écologie animale et micro-climat. *Sciences*, 16, 383-390.

GROSSMAN T. et SANDNER H., 1953. — Helmintofauna plazow Biolowieskiego Parku Narodowego. *Acta Parasitol. Pol.*, 1, 345-352.

HALKIN H., 1902. — Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement de *Polystomum integerrimum*. *Arch. Biol. Gand.*, 18 (2), 291-363.

HEES R., ALLEE W. C. et SCHMIDT K. P., 1951. — Ecological animal Geography. Wiley and Sons Edit., New York, 715 p.

HEYNEMAN D., 1961. — On the Origin of complex life-cycles in the Digenetic Flukes. *Libro Homen. Dr. E. Caballero y C.*, Mexico, 133-152.

ISHII K., 1953. — A differential staining for living and dead larval trematodes. *Jap. J. Med. Sci. Biol.*, 6 (5), 481-6.

JENNINGS J. B., 1956. — A technique for the detection of *Polystoma integerrimum* in the common frog (*Rana temporaria*). *J. Helminth.*, 30 (2/3), 119-120.

JOYEUX C. et BAER J. G., 1927. — Recherches sur le cycle évolutif du Trématode *Opisthioglyphe rastellus* (Olsson, 1876). *Bull. Biol. France et Belgique*, 61 (4), 359-373.

JOYEUX C. et BAER J. G., 1934. — Les hôtes d'attente dans le cycle évolutif des Helminthes. *Biol. méd.*, 24 (9), 1-24.

JOYEUX C. et BAER J. G., 1948. — Sur une cercaire de « *Gorgodenna* » (Trématodes). *Bull. Soc. neuchâtel. Sc. nat.*, 71 (13), 13-21.

JOYEUX C. et BAER J. G., 1953. — Quelques particularités du cycle évolutif de *Opisthioglyphe ranae* [Fröhlich, 1791] (*Trematoda, Plagiorchiidae*). *Bull. Soc. neuchâtel. Sc. nat.*, 76, 63-86.

JOYEUX C. et BAER J. G., 1954. — Les rapports des Helminthes et de leurs hôtes. *Biol. méd.*, 40, 230-261.

JOYEUX C. et BAER J. G., 1958 *a*. — Le développement d'*Opisthioglyphe ranae* (Fröhlich), Trématode Plagiorchidé. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 246 (4), 655-657.

Source : MNHN, Paris

JOYEUX C. et BAER J. G., 1958 *b*. — Quelques modalités du cycle évolutif d'*Opisthioglyphe ranae* [Fröhlich] (Trematoda). *Bull. Soc. neuchâtel. Sc. nat.*, 81, 85-111.

KNOEPFFLER L. Ph. et SOCHUREK E., 1956 *a*. — Amphibien und Reptilien zwischen Banyuls und Menton. I. *Aqu. Terr.*, 3, 147-151.

KNOEPFFLER L. Ph. et SOCHUREK E., 1956 *b*. — Amphibien und Reptilien zwischen Banyuls und Menton. II. *Aqu. Terr.*, 3, 181-183.

KNOEPFFLER L. Ph., 1960 *a*. — Note sur la distribution du Pélobate cultripède en France. *Vie et Milieu*, 11, 329-330.

KNOEPFFLER L. Ph., 1960 *b*. — Additifs à la faune herpétologique des îles d'Hyères. *Vie et Milieu*, 11, 331.

KNOEPFFLER L. Ph., 1961 *a*. — Contribution à la faune herpétologique de Provence. I. Généralités. *Vie et Milieu*, 12, 67-76.

KNOEPFFLER L. Ph., 1961 *b*. — Contribution à la faune herpétologique de Provence. II. *Vie et Milieu*, 12, 517-528.

KNOEPFFLER L. Ph., 1961 *c*. — Distribution géographique et biologie des Amphibiens Anoures de France. Thèse univ. Paris (2e *thèse*). Non publié.

KNOEPFFLER L. Ph., 1962. — La faune herpétologique des Bouillouses (Pyrénées-Orientales). *Vie et Milieu*, 13, 373-376.

KORATHA K. J., 1960. — Studies on host-specificity and host-parasite zoogeography and phylogeny. II. Monogenetic trematodes and amphibian hosts. *Libro Homen Dr. E. Caballero y C.*, 173-196.

KOSICKA J., 1966. — Parasitological characteristics of a bassin based on the investigation of parasites of fishes and amphibians. First Int. Congr. Parasitol. Rome, Tamburini Edit., Milan, 558-559.

KRULL W. H., 1930. — The life-history of two North American frog lung flukes. *J. Parasitol.*, 16 (4), 207-212.

KRULL W. H., 1931. — Life-history studies on two frog lung flukes, *Pneumonoeces medioplexus* and *Pneumobites parviplexus*. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 50 (3).

KRULL W. H., 1932. — Studies on the life-history of *Pneumobites longiplexus* (Stafford). *Zool. Anz.*, 99, 231-239.

KRULL W. H., 1933. — Notes on the life-history of a frog bladder fluke. *J. Parasitol.*, 20, 134.

KRULL W. H., 1935. — Studies on the life-history of a frog bladder fluke, *Gorgodera amplicava* Looss, 1899. *Pap. Michig. Acad. Sc. Arts et Letters*, 20, 697-710.

KRULL W. H., 1936. — Additional second intermediate hosts for *Gorgodera amplicava* Looss, 1899 (*Trematoda, Gorgoderidae*). *Proc. Helm. Soc. Washington*, 3, 58.

KÜHNELT W., 1965. — Grundriss der Ökologie. G. Fischer, Edit., Jena, 402 p.

KUIPER J. G. J., 1964. — Sur la présence des espèces du genre *Pisidium* dans les eaux lacustres des Pyrénées-Orientales. *Vie et Milieu*, 15 (3), 677-685.

KUIPER J. G. J., 1966. — La distribution des espèces vivantes du genre *Pisidium* C. Pf en France. *J. Conchyol.*, 105 (4), 181-215.

LEES E., 1953. — Life-cycle of *Gorgoderina vitelliloba* (Olsson). *Nature*, 171, 485.

LEES E., 1962 *a*. — Rearing of frogs for parasitological research. *Brit. J. of Herpetology*, 3 (2), 25-27.

LEES E., 1962 *b*. — The incidence of helminth parasites in a particular frog population. *Parasitology*, 52, 95-102.

LEES E. et BASS L., 1960. — Sex Hormones as a Possible Factor influencing the level of Parasitization in Frogs. *Nature*, 188 (4757), 1207-1208.

LEES E. et COMBES C., 1967. — *Gorgodera euzeti* sp. nov. (*Trematoda : Gorgoderidae*) from two species of Anura in Southern France. *J. Nat. Hist.* (sous presse).

LEES E. et MITCHELL J. B., 1964. — The development of *Gorgoderina vitelliloba* in the definitive host. *Proc. Brit. Soc. Parasitol., Parasitology* 54 (4), 14P-15P.

LINSTOW V., 1890. — Ueber den Bau und die Entwicklung des *Distomum cylindraceum* Zed. *Arch. für Mikr. Anat.*, 36, 173-190.

LLEWELLYN J., 1963. — Larvae and larval development of monogeneans. *Advances in Parasitology*, 1, 287-326.

LLEWELLYN J., 1964. — The effect of the host and its habits on the morphology and life-cycle of a monogenean parasite. Parasitic Worms and Aquatic conditions. *Czech. Acad. Sci.*, 147-152.

LLEWELLYN J., 1965. — The evolution of parasitic Platyhelminths. Evolution of parasites. 3rd Symp. Br. Soc. f. Parasitol., 47-48.

LLEWELLYN J., 1966. — The effects of fish hosts upon the body shapes of their monogenean parasites. First Int. Congr. Parasitol. Rome, Tamburini Edit., Milan, 543-544.

LOOSS A., 1894. — Die Distomen unserer Fische und Frösche. Neue Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Distomenkörpers. *Bibl. zool.*, Stuttgart, 16, 1-296.

LOOSS A., 1907. — Beitrage zur Systematik der Distomen. *Zool. Jb., Syst.*, 26, 63-180.

LOPEZ-NEYRA C. R., 1947. — Helmintos de los Vertebrados Ibéricos. Instituto Nacional de Psrasitología de Granada, 408 p.

LUHE M., 1909. — Trematodes. In *Die Susswasserfauna Deutschlands*, 17, 217 p.

MACFADYEN A., 1957. — Animal Ecology, aims and methods. Pitman and Sons Edit., London, 263 p.

Source : MNHN, Paris

MAÑE-GARZON F. et GIL O., 1962. — Trematodos de las Tortugas del Uruguay, VI. *Iagotrema uruguayensis* n. gen., n. sp., *Monogenea Monopisthocotylea*, de la vejiga urinaria de *Hydromedusa tectifera* (Cope). *Com. Zool. Mus. Hist. nat., Montevideo*, 7 (98), 1-7.

MANTER H. W., 1966. — Digenetic trematodes of fishes as indicators of the ecology, phylogeny and zoogeography of their hosts. First Int. Congr. Parasitol. Rome Tamburini Edit., Milan, 11.

MANTER H. W., 1967. — Some aspects of the geographical distribution of parasites, *J. parasitol.*, 53 (1), 1-9.

MARC A., 1963. — Recherches sur quelques espèces du genre *Microcotyle* (*Monogenea-Microcotylidae*). *D. E. S. Fac. Sci. Montpellier* (non publié).

MARCALEF R., 1948. — Flora, fauna y comunidades bióticas de las aguas dulces del Pirineo de la Cerdaña. Monografía de la estación de estudios pirenaicos, Barcelona, 226 p.

MARKEVICH A. P., 1966. — Analysis of parasitic fauna of ukrainian fish from ecological and geographical viewpoints. First Int. Congr. Parasitol. Rome Tamburini Edit., Milan, 573-574.

MARKOV G. S. et ROGOZA M. L., 1949. — Faune parasitaire des grenouilles rousses mâle et femelle. *C. R. Acad. Sci. U.R.S.S.*, 65 (3), 417-420 (en russe).

MARKOV G. S. et ROGOZA M. L., 1953. — Différences saisonnières dans la faune parasitaire des grenouilles rousses. *Dokl. Akad. Nauk CCCP*, 91 (1), 169-172 (en russe).

MARKOV G. S. et ROGAZA M. L., 1955. — Différences annuelles dans la faune parasitaire des grenouilles rousses (*Rana temporaria* L.). *Zool. J.*, 34, 1203-1209 (en russe).

MARTIN W. E., 1937. — A new second intermediate host of the Trematode *Gorgodera amplicava*. *Proc. Indiana Acad. Sci.*, 46, 253.

MARTOF B., 1953. — Territoriality in the greenfrog, *Rana clamitans*. *Ecology*, 34, 165-174.

MAZURMOVITCH B. N., 1951. — Vers parasites d'Amphibiens. Leurs relations avec les hôtes et le milieu extérieur. *Kiev Univ. Press*, 1-99 (en russe).

MICHAJLOW W., 1960. — Die Bedeutung der Parasitologie für die Evolutionsforschung. *Arbeitstagung zu Fragen der Evolution*. G. Fischer Edit., Jena, 193-201.

MICHAJLOW W., 1966 *a*. — La Parasitologie et quelques problèmes de l'évolution organique. First Int. Congr. Parasitol. Rome, Tamburini Edit., Milan, 3-4.

MICHAJLOW W., 1966 *b*. — Quelques problèmes évolutionnaires et écologiques de l'helminthologie des poissons et des batraciens. First Int. Congr. Parasitol. Rome, Tamburini Edit., Milan, 544-545.

MICHELSON E. H., 1964. — The protective action of *Chaetogaster limnaei* on Snails exposed to *Schistosoma mansoni*. *J. Parasitol.*, 50 (3), 441-444.

MILLER E. L., 1936. — Studies on North American Cercariae. *Ill. Biol. Mon.*, 14, 7-125.

MIRETSKI O. Y., 1951. — Influence on the functional activity of the helminth due to the experimentally provoked changes in the organism of the host. *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 78 (3), 613-615 (en russe).

MOSHKOVSKI Sh., 1966. — Functional Parasitology. First Int. Congr. Parasitol., Rome, Tamburini Edit., Milan, 4-6.

NASIR P. et ERASMUS D. A., 1964. — A key to the Cercariae from British freshwater Molluscs. *J. Helminth.*, 38 (314), 245-268.

NOBLE E. R., 1956. — The ecology of parasitism. XIth Int. Congr. Zool., S. 8, 654-657.

NOBLE E. R., 1966. — Dependence of the parasitic fauna of fish and amphibia upon ecological peculiarities of the host. First Int. Congr. Parasitol. Rome, Tamburini Edit., Milan, 550-551.

NOBLE G. K., 1931. — The Biology of the Amphibia. Dover Publ. Inc. New-York, 577 p.

ODENING K., 1958 *a*. — Die zooparasiten der Frösche Deutschlands. *Wiss. Z. Friedrich-Schiller Univ., Jena*, 179-201.

ODENING K., 1958 *b*. — Zur Systematik von *Haematoloechus* (*Trematoda, Plagiorchiidae*). *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 34 (1), 63-108.

ODENING K., 1959. — Die Zooparasiten der Frösche Deutschlands. Nachtrag. *Wiss. Z. Univ. Jena, Math. Naturw. Reihe*, 8 (1), 37-44.

ODENING K., 1960 *a*. — Trematoda, Digenea, Plagiorchiidae III (Haematoloechinae) und Omphalometridae. *Das Tierreich*, 75, 1-77.

ODENING K., 1960 *b*. — Revision der Unterfamilie Haematoloechinae Freitas et Lent, 1939 (*Trematoda : Plagiorchiidae*). *Mon. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin*, 2 (7), 449-454.

ODENING K., 1964. — Zur Taxinomie der Trematodenunterordnung *Plagiorchata*. *Mon. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin*, 6 (3), 191-198.

ODENING K., 1965. — Zur Rolle der Mollusken bei Artbildung und Phylogenese der Trematoden. *Ang. Parasitol.*, 5 (1), 71-76.

ODUM E. P., 1959. — Fundamentals of ecology. Saunders Comp. Edit., Philadelphia and London, 546 p.

OGATA T., 1943. — Studies on the life-history of a trematode *Pneumonoeces sibiricus* Bychowsky. *Sci. Rep. Tokyo Ban. Daig.*, 6, 159-178.

OLSEN O. W., 1937. — A systematic study of the trematode subfamily *Plagiorchiinae* Pratt, 1902. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 56, 311-339.

OLSSON P., 1876. — Bidrag till skandinaviens helmintfauna. *Kgl. svenska vetensk. Acad. Handl. Stockholm*, 14, 1-35.

OTTO G. F., 1958. — Some reflections on the ecology of parasitism. *J. Parasit.*, 44 (1), 1-27.

Source : MNHN, Paris

OZAKI Y., 1935. — Studies on the frog trematode, *Diplorchis ranae*. I. Morphology of the adult from, with a review of the family *Polystomatidae*. *J. Sci. Hiroshima Univ.*, B 1, Zool. 3, 193-225.

PAILLETTE M., 1967. — Valeur taxonomique des émissions sonores chez les *Hyla* (Amphibiens, Anoures) de la faune française. *C. R. Acad. Sci.*, 264 (D), 12, 1626-1628.

PAUL A. A., 1938. — Life-history studies of North American freshwater polystomes. *J. Parasit.*, 24 (6), 489-510.

PAUL A. A., 1939. — Life-history studies of a monogenetic trematode. *Anat. Rec.*, 75 (4-suppl.), 156.

PEREIRA C. et CUOCOLO R., 1940. — Trematoides vesicais de anfibios do nordeste Brasileiro. *Arqu. Inst. Biol.*, 11 (44), 413-420.

PERKINS M., 1928. — A review of the *Telorchiinae*, a group of Distomid Trematodes. *Parasitology*, 20, 337-356.

PETIT G. et DELABIE J., 1951. — Remarques à propos de la pullulation de *Pelobates cultripes* [Cuv.] (Amphibiens), au cours de l'été 1951, dans la région de Saint-Cyprien-Canet (Pyrénées-Orientales). *Vie et Milieu*, 2 (3), 401-405.

PETIT G. et LOMONT H., 1958. — Nouvelle pullulation de Pélobates dans la région du Canet (Pyr.-Or.). *Vie et Milieu*, 9 (1), 131-132.

PETIT et KNOEPFFLER K. Ph., 1959. — Sur la disparition des Amphibiens et des Reptiles méditerranéens. *C.R. Réun. Techn. Athènes U.I.C.N.*, 5, 50-53.

PIGULEVSKY S. V., 1953. — Famille *Gorgoderidae* Looss 1901 (sous-famille *Phyllodistomatinae* et *Plesiochorinae* Pigulevsky, 1952). *In* SKRJABIN K., I. : *Trématodes des animaux et de l'homme*. T. VIII. *Publ. Acad. Sci. U.R.S.S.*, 251-645.

POLJANSKY G. et KOULEMINA I., 1966. — La parasitofaune de quelques menus poissons d'eau douce. First Int. Congr. Parasitol. Rome, Tamburini Edit., Milan, 561-563.

PRICE E. W., 1938. — North American monogenetic trematodes. IV. The family *Polystomatidae* (*Polystomatoidea*). *Proc. Helm. Soc. Washington*, 6, 80-92.

PROKOPIC J., 1957. — K helminthofauna rasich Zab. *Cesk. Parasit.*, 4, 249-262.

PROKOPIC J., 1960. — Contribution à la connaissance de l'helminthofaune de l'Albanie. *Cesk. Parásit.*, 7, 151-158 (en russe).

PUJIULA P. J., 1931. — *Pelobates cultripes* Tsch. Datos ecológicos y técnicos referentes a la reproducción. *Butll. Instit. Catal. Hist. Nat.*, 11 (31), 81-84.

QUÉZEL P., 1950. — De l'application des méthodes statistiques à l'étude des groupements animaux. *Ann. Serv. Bot. et Agr.* Tunisie, 23, 125-138.

QUÉZEL P. et VERDIER P., 1953. — Les méthodes de la phytosociologie sont-elles applicables à l'étude des groupements animaux? *Vegetatio*, 4, 165-166.

RABAUD E., 1950. — Qu'est-ce qu'une biocénose ? *F. Natur.* N. S., 5, 29-30.

RANKIN J. S. Jr., 1939. — Ecological studies on larval Trematodes from Western Massachusetts. *J. Parasitol.*, 25 (4), 309-328.

REBECQ J., 1964. — Recherches systématiques, biologiques et écologiques sur les formes larvaires de quelques Trématodes de Camarque. Thèse Univ. Aix-Marseille, 254 p.

REICHENBACH-KLINKE H. H., 1961. — Krankheiten der Amphibien. G. Fischer Edit., Stuttgart., 100 p.

REICHENBACH-KLINKE H., 1966 *a*. — Eine neue Art der Polystomatidengattung *Eupolystoma* Kaw, 1950 (*Monogenea, Polystomatidae*) von den Keimen des australischen lungenfishes *Neoceratodus forsteri* Krefft. *Zool. Anz.*, 176 (2), 142-146.

REICHENBACH-KLINKE H., 1966 *b*. — The parasitic fauna as indicator for the host's ecology. First Int. Congr. Parasitol. Rome, Tamburini Edit., Milan, 451-543.

RIKOVSKI A. S., 1961. — The helminthological characterization of game areas. *Trudi Gelmint. Lob. Akad. Nauk* S.S.S.R., 11, 223-227 (en russe).

RIOUX J. A., 1958. — De quelques concepts en biocénotique. *Bull. Serv. Carte phytogeogr. B. Carte Group. Vég.*, 3 (2), 127-150.

RIOUX J. A. et QUÉZEL P., 1948. — Remarques sur le xénotropisme de la cercaire d'*Opisthioglyphe ranae* (Fröhlich, 1791) Looss, 1907. *Ann. Parasitol.*, 23 (3-4), 200-202.

ROGERS W. P., 1962. — The Nature of Parasitism. The Relationship of Sone Metazoon Parasites to Their Hosts. Academic Press, New-York and London, 287 p.

ROHDE K., 1966. — Some current problems in helminth-taxonomy. First Int. Congr. Parasitol. Rome, Tamburini Edit., Milan, 35.

ROTHSCHILD M., 1940. — *Cercaria pricei*, a new trematode, with remarks on the specific characters of the « *Prima* » group of Xiphidiocercaires. *J. Wash. Acad. Sci.*, 30 (10), 437-448.

ROTHSCHILD M., 1955. — A useful method for fixing larval Trematodes. *Publ. Staz. Zool.*, Napoli, 27, 51.

SANDNER H., 1949. — Contribution à la connaissance de la faune parasitaire des Batraciens des environs de Varsovie. *Acta Zool. et Œcol. Univ. Lodziensis*, 3 (12), 1-28.

SAVAGE R. M., 1950. — Observations on some natural epizooties of the Trematode *Polystoma integerrimum* among tadpoles of *Rana temporaria temporaria*. *Proc. Zool. Soc. London*, 120 (1), 15-37,

SAVAGE R. M., 1961. — The ecology and life-history of the common frog. Pitman et Sons Édit., 221 p.

SEWELL S., 1922. — Cercariae indicae. *Ind. J. Med. Res.*, 10, 370 p.

Source : MNHN, Paris

Sinitzin D. F., 1905. — Distomes des Poissons et des Grenouilles des environs de Varsovie. Matériaux pour l'Histoire Naturelle des Trématodes. *Mém. Soc. Nat. Varsovie Biol.*, 15, 1-210.

Sinitzin D. F., 1907. — Observations sur les métamorphoses des Trématodes. *Arch. Zool. exp. gén.*, 7, 21-37.

Skrjabin K. I., 1964. — Keys to the trematodes of animals and man. *Univ. Ill. Press*, 351 p. (en anglais, traduit du russe).

Smith R. J., 1959. — Ancylids snails : first intermediate host to certain trematodes with notes on ancylids as a new host for *Megalodiscus* and *Haematoloechus*. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 78 (2), 228-231.

Smyth J. D., 1966. — The Physiology of Trematodes. Oliver and Boyd Edit., 256 p.

Sorre M., 1913. — Les Pyrénées méditerranéennes, étude de géographie biologique. Paris.

Southwood R. T. E., 1966. — Ecological methods, with particular reference to the study of insect populations. Methven et Co Édit. London.

Sprent J. F. A., 1962. — Parasitism, immunity and evolution. *In* : The evolution of living organisms. *Melbourn Univ. Press*, 149-165.

Sproston N. G., 1946. — A synopsis of the Monogenetic Trematodes. *Trans. Zool. Soc. London*, 25, 185-600.

Stefanski W., 1958. — Occurence and ecology of *Galba truncatula* in Poland.

Stefanski W., 1962. — Quelles conditions exige le parasite pour s'établir dans son hôte? *Ann. Parasitol* 37 (4), 663-672.

Stolyarov C. P., 1961. — Principles and characteristics in the formation of the parasite fauna of fish in water reservoirs of rivers in the European part of the U.R.S.S., *Zool. J.*, 40 (8), 1125-1136 (en russe).

Stunkard A. W., 1959. — Induced gametogenesis in a monogenetic trematode, *Polystoma stellai* Vigueras, 1955. *J. Parasitol.* ,45 (4), 389-394.

Styczynska-Jurewicz E., 1961. — On the grotaxis, invasivity and span of life of *Opisthioglyphe ranae* Duj. cercariae. *Bull. Acad. Pol. Sc. Biol.*, 9 (1), 31-35.

Styczinska-Jurewicz E., 1962. — Behaviour of cercariae of *Opisthioglyphe ranae* Duj. as an adaptation to the behaviour of tadpoles in the oxygen conditions of small water bodies. *Polskie Archum Hydrobiol.*, 10, 197-244.

Styczynska-Jurewicz E., 1965. — Adaptation of eggs and larvae of *Fasciola hepatica* to the conditions of astatic habitats of *Galba truncatula*. *Acta parasitol. polon.*, 13 (16), 151-170.

Svetovidov A. N. et Schulman S. S., 1960. — The connection between the specific composition of parasites of some groups of fishes and the parallels in their ecology and distribution. *Zool. J.*, 39 (12), 1866-1870.

Swellengrebel N. H., 1956. — Parasitology, a chapter of Ecology. *Docum. Med. Geogr. Trop.*, 8 (3), 274-280.

Szidat L., 1966. — Uber Beziehungen zwischen Sonnenfleckenzyklen und parasitaer bedingten Massensterben, insbesondere von Fischen, Amphibien und Vögeln. First Int. Congr. Parasitol. Rome Tamburini Édit., Milan. 567-568.

Szulc W., 1962. — Trematodes of Amphibia of the Lodz Upland. *Fragm. Fauna Warshawa*, 10 (7), 99-114.

Theodoridès J., 1956. — Quelques concepts récents en Ecologie animale et en Biocénotique. *Rev. Gén. Sc.*, 27, 1-5,

Thiry L., 1859. — Beiträge zur Kenntniss der *Cercaria macrocerca* Filippi. *Zeit. wiss. Zool.*, 10, 271-277.

Thorson R., 1966. — Responses of helminths to temperature gradients. First Int. Congr. Parasitol. Rome, Tamburini Édit., Milan : 25-26.

Thurston J. P. et Laws R. M., 1965. — *Oculotrema hippopotami* (Trematoda : Monogenea) in Uganda. *Nature*, (4976), 1127.

Timon-David J., 1958. — Rôle des Insectes comme hôtes intermédiaires dans les cycles des Trématodes Digénétiques. *Int. Congr. Entomol. Montréal*, 3, 657-662.

Timon-David J., 1961. — Note préliminaire sur la distomatose pulmonaire du crapaud en Provence. *C. R. Congr. Soc. Sav. Aix-Marseille*, 683-687.

Timon-David J., 1965. — Développement expérimental, formes larvaires et cycle vital de *Dollfusinus frontalis* Biocca et Ferretti, 1958 (*Trematoda, Digenea, Leucochloridiidae*), parasite des sinus frontaux du hérisson. *Ann. Parasitol.*, 40 (3), 265-284.

Travassos L., 1930 *a*. — Pesquizas helminthologicas realisadas em Hamburgo. I. Genero *Haplometra* Looss, 1899 (*Trematoda : Plagiorchiidae*). *Mém. Inst. Oswaldo Cruz*, 23 (4), 163-168 + pl.

Travassos L., 1930 *a*. — Pesquizas helminthologicas realisadas em Hamburgo. IV. Notas sobre o genero *Opisthioglyphe* Looss, 1899 e generos proximos. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 24 (1), 1-17 + pl.

Van Thiel P. H., 1922. — Aanteekeningen over *Agamodistomum anophelis*. *Tijdschr. v. vergel Geneesk.* 7 (2), 1-17.

Van Thiel P. H., 1930. — Die Entwicklung von *Agamodistomum anophelis* zum *Pneumonoeces variegatus* Rud. *Z. f. Bakt. Paras. Abt. I, Orig.*, 117 (1-3), 102-112.

Vercammen-Grandjean P. H., 1951. — Sur la chaetotaxie de la larve infestante de *Schistosoma mansoni*. *Ann. Parasitol.*, 26 (5-6), 412-414.

Source : MNHN, Paris

VERCAMMEN-GRANDJEAN P. H., 1960. — Les Trématodes du lac Kivu-Sud (Vermes). *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr. Tervuren*, 5, 1-166 + pl.

VIKSNE V. A., 1959. — Trematodes and acanthocephalans of amphibians in the Latvian S. S. R. *Trudi Inst. Biol. Akad. Nauk Latviskoĭ SSSR*, 12, 283-287 (en russe).

VILLOT F. C. A., 1870. — Observations de distomes adultes chez des Insectes. *Bull. Soc. stat. Sci. Nat. Isère*, Grenoble, 2, 9-13.

VUILLAUME M., 1955. — Microclimat en écologie aquatique. *Vie et Milieu*, 6 (3), 318-321.

WAGENER G. R., 1857. — Beiträge zur Entwicklungs-geschichte der Eingeweidewürmer. *Naturk. Verhandl.*, 2 (13), 1-112.

WESENBERG-LUND C., 1934. — Contributions to the development of the Trematoda Digenea. Part II : The biology of the freshwater cercariae in danish freshwaters. *Mém. Acad. Roy. Sci. Lett. Danemark, sect. Sci.*, 9e série, 5 (3), 223 p.

WHITLOCK J., H, 1961. — Parasitology, biometry and ecology. *Brit. Veter.*, J., 117 (8), 337-348.

WILLIAMS J., B, 1957. — Anatomy of *Polystoma integerrimum*. *Nature*. 180 (4591), 866.

WILLIAMS J. B., 1959. — Abnormal migration in *Polystoma integerrimum*. *J. Helminth* 33 (2/3), 205-206.

WILLIAMS J. B., 1960*a*. — The dimorphism of *Polystoma integerrimum* (Fröhlich) Rudolphi and its bearing on relationships within the Polystomatidae : Part I. *J. Helminth*, 34 (1/2), 151-192.

WILLIAMS J. B., 1960*b*. — The dimorphism of *Polystoma integerrimum* (Fröhlich) Rudolphi and its bearing on relationships within the Polystomatidae : Part II. *J. Helminth*, 34 (3/4), 323-346.

WILLIAMS J. B., 1961. — The dimorphism of *Polystoma integerrimum* (Fröhlich) Rudolphi and its bearing on relationships within the Polystomatidae : Part III. *J. Helminth*, 35 (1/2), 181-202.

WITSCHI E., 1930. — Studies on sex differentiation and sex determination in Amphibians. *J. Exp. Zool.*, 56, 149-152.

WOLTERSTORFF W., 1904. — Zur Biologie der *Rana temporaria* L. *Zool. Anz.*, 28, 536-538.

WOODBURY A. M., 1953. — Principles of General Ecology. The Blackiston Comp. Édit., New-York, 503 p.

WRIGHT C. A., 1960. — Relationships between trematodes and molluscs. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 54 (1), 1-7.

WRIGHT C. A., 1966. — The role of molluscan hosts in trematode speciation. First Int. Congr. Parasitol, Rome, Tamburini Édit. Milan, 6-7.

YAMAGUTI S., 1958. — Systema helminthum I. The Digenetic Trematodes of Vertebrates (2 parts). Interscience Publishers, New-York, London, 1.575 p.

YAMAGUTI S., 1963. — Systema helminthum. IV. Monogenea and Aspidocotylea. Interscience Publishers, New-York, London, 699 p.

ZELIKMAN E. A., 1962. — Les larves des distomes de la famille des Gymnophallinae Morosov, 1955, *Trav. Inst. Biol. Mar. Mourmansk Bull.* 4 (8), 186-201 (en russe).

ZELLER E., 1872. — Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau des *Polystomum integerrimum* Rud. *Z. Wiss. Zool.*, 22 (1), 168-180.

ZELLER E., 1876. — Weitere Beiträge zur Kentniss der Polystomen. *Z. Wiss. Zool.*, 28, 238.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TABLE DES MATIÈRES

Page

SOMMAIRE 1

AVANT-PROPOS 2

INTRODUCTION 4

PREMIÈRE PARTIE. — MATÉRIEL ET MÉTHODES 5

DEUXIÈME PARTIE. — BIOLOGIE ET COMPORTEMENT DES HÔTES 13

CHAPITRE I. — *Rana temporaria* 13

CHAPITRE II. — *Pelobates cultripes* 20

CHAPITRE III. — *Hyla meridionalis* 23

TROISIÈME PARTIE. — DIGENEA 24

CHAPITRE I. — Description des espèces 25

Opisthioglyphe rastellus (Olsson, 1876) Looss, 1907 25
Haplometra cylindracea (Zeder, 1800) Looss, 1899 28
Haematoloechus pyrenaicus Combes, 1965 30
Gorgodera euzeti Lees et Combes, 1967 33
Gorgoderina vitelliloba (Olsson, 1876) Looss, 1902 35

CHAPITRE II. — Cycles biologiques 38

A. Cycle biologique de *Opisthioglyphe rastellus* 39
1. Généralités 39
2. Recherches expérimentales 40

B. Cycle biologique de *Haplometra cylindracea* 45
1. Généralités 45
2. Recherches expérimentales 46

C. Cycle biologique de *Haematoloechus pyrenaicus* 50
1. Généralités 50
2. Recherches expérimentales 51

D. Cycle biologique de *Gorgodera euzeti* 55
1. Généralités 55
2. Recherches expérimentales 56

E. Cycle biologique de *Gorgoderina vitelliloba* 59
1. Généralités 59
2. Recherches expérimentales 60

CHAPITRE III. — Écologie des cycles 63

A. Généralités 63
1. Différents aspects de l'écologie d'un cycle 63
2. Importance des facteurs écologiques 68
3. Fluctuation de la population parasitaire 71

B. *Opisthioglyphe rastellus* 72
1. Hôtes effectifs 72
2. Spécificité vis-à-vis du premier hôte 72
3. Choix du deuxième hôte 75
4. Situation du parasite dans sa niche écologique 76
5. Biogéographie 76

C. *Haplometra cylindracea* 78
1. Hôtes effectifs 78
2. Spécificité vis-à-vis du premier hôte 78
3. Biogéographie 80

Source : MNHN, Paris

Pages

D. *Haematoloechus pyrenaicus* 80
1. Hôtes effectifs 80
2. Spécificité vis-à-vis du premier hôte et biogéographie 80
E. Gorgoderidae : *Gorgodera euzeti, Gorgoderina vitelliloba* 82
1. Hôtes effectifs 82
2. Spécificité des Gorgoderidae pour le premier hôte 84
3. Rôle du comportement du deuxième hôte dans sa propre infestation 87
4. Biogéographie 89
F. Fluctuation annuelle et saisonnière du parasitisme de l'hôte définitif 92
1. Fluctuation annuelle 92
2. Fluctuation saisonnière 93

QUATRIÈME PARTIE. — MONOGENEA 97

CHAPITRE I. — Description des espèces 97
Polystoma integerrimum (Fröhlich, 1798) 98
Polystoma pelobatis (Euzet et Combes, 1965) 100
Polystoma gallieni Price, 1938 102

CHAPITRE II. — Cycles biologiques 104
A. Généralités 104
B. Description des stades larvaires 105
1. Stades larvaires de *Polystoma integerrimum* 105
2. Stades larvaires de *Polystoma pelobatis* 108
3. Stades larvaires de *Polystoma gallieni* 112
C. Recherches expérimentales 115
1. Dualité évolutive des larves 115
2. Démonstration de l'existence d'un cycle interne 119
D. Corrélations physiologiques entre les cycles sexuels de l'hôte et du parasite 121
1. Corrélations des cycles sexuels de *Polystoma pelobatis* et de *Pelobates cultripes* .. 122
2. Corrélations physiologiques des cycles sexuels de *Polystoma gallieni* et de *Hyla meridionalis* 122
E. La néoténie dans le cycle biologique 123
1. Originalité morphologique des formes néoténiques 123
2. Déterminisme du développement néoténique 125
3. Signification écologique et phylétique du dimorphisme évolutif 126

CHAPITRE III. — Écologie des cycles 130
A. Généralités 130
1. L'écologie des organismes 130
2. L'écologie de la transmission 130
B. Facteurs écologiques de l'infestation 131
1. *Polystoma integerrimum* 131
2. *Polystoma pelobatis* 146
3. *Polystoma gallieni* 148
C. Comportement des larves dans la cavité branchiale 150
1. Larves de *Polystoma integerrimum* 151
2. Larves de *Polystoma pelobatis* 152
3. Larves de *Polystoma gallieni* 154
D. Comportement des larves à la métamorphose 156
1. Modalités de la migration 156
2. Déclenchement de la migration 159
E. Spécificité parasitaire 159
1. Recherches expérimentales sur la spécificité parasitaire des Polystomes de *Rana temporaria* et *Pelobates cultripes* vis-à-vis de ces deux hôtes 160
2. Recherches expérimentales sur la spécificité parasitaire des Polystomes vis-à-vis de divers Amphibiens 163
F. Biogéographie 169
1. *Polystoma integerrimum* 169
2. *Polystoma pelobatis* 171
3. *Polystoma gallieni* 171

Source : MNHN, Paris

Pages

CINQUIÈME PARTIE. — BIOGÉOGRAPHIE COMPARÉE 173

CHAPITRE I. — Caractéristiques épidémiologiques des stations 173

CHAPITRE II. — Rapports entre la parasitofaune et les ensembles bio-climatiques 178

CONCLUSION 179

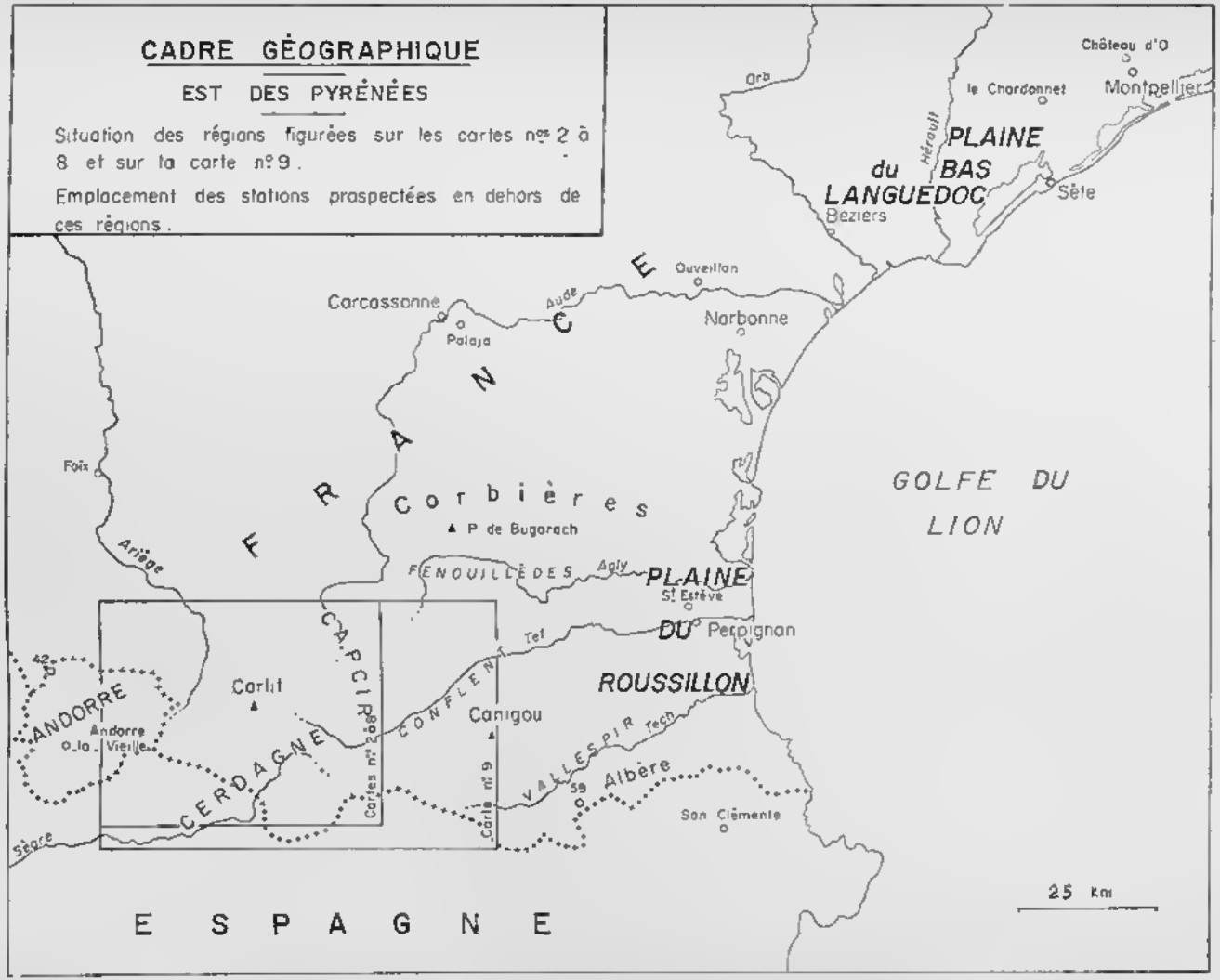
BIBLIOGRAPHIE 183

TABLE DES MATIÈRES 193

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

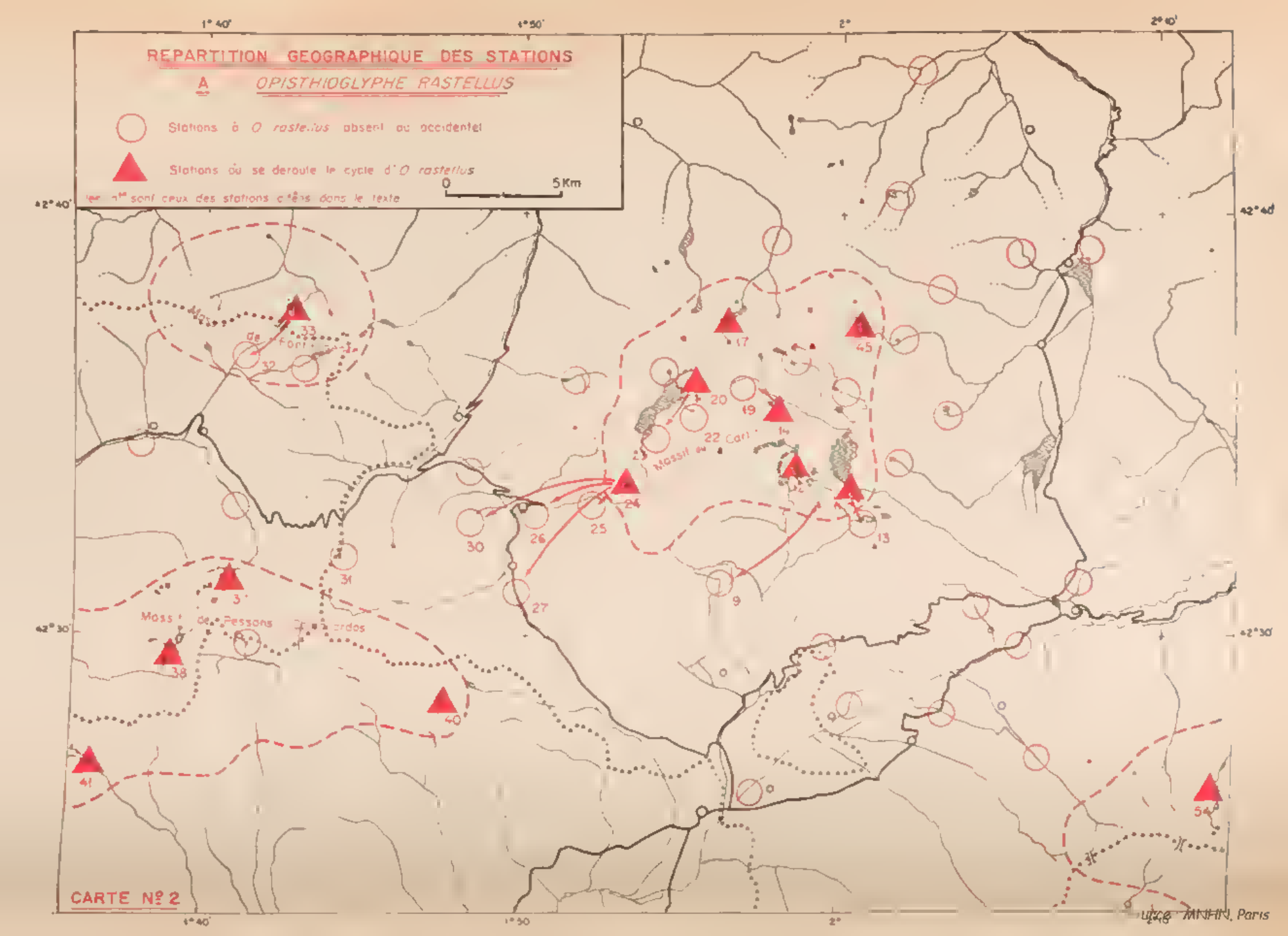
Source : MNHN, Paris

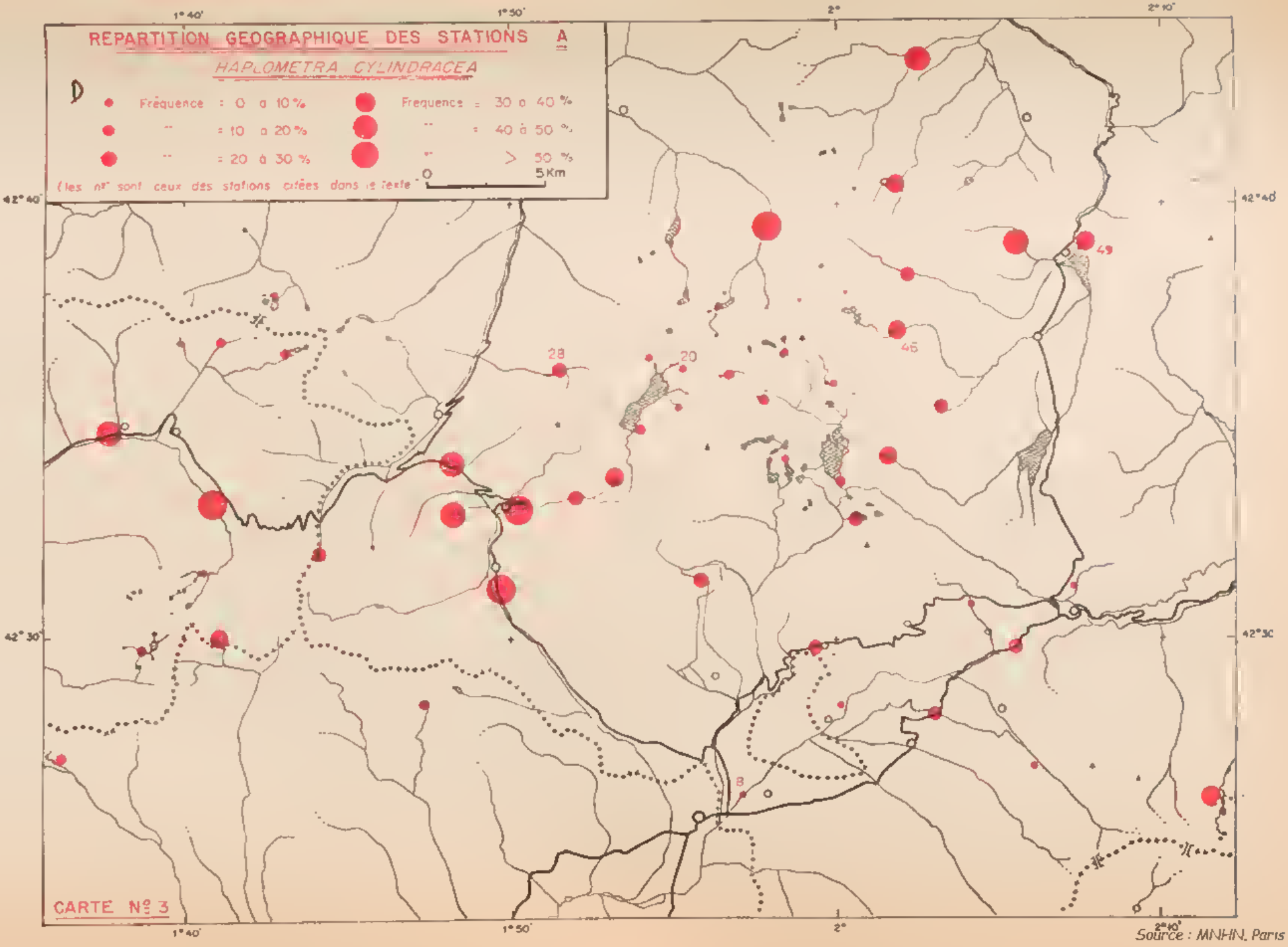


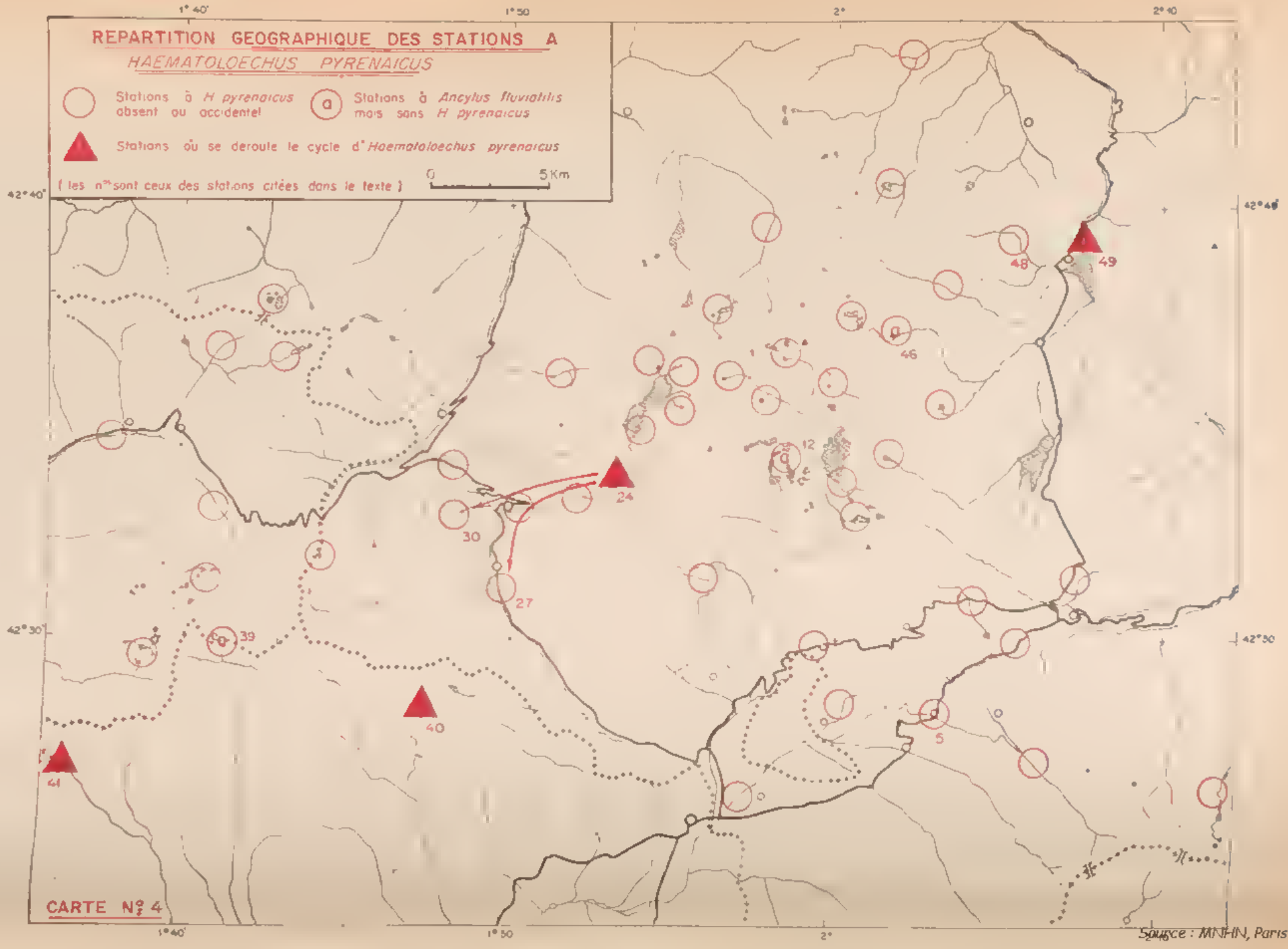
CARTE Nº 1

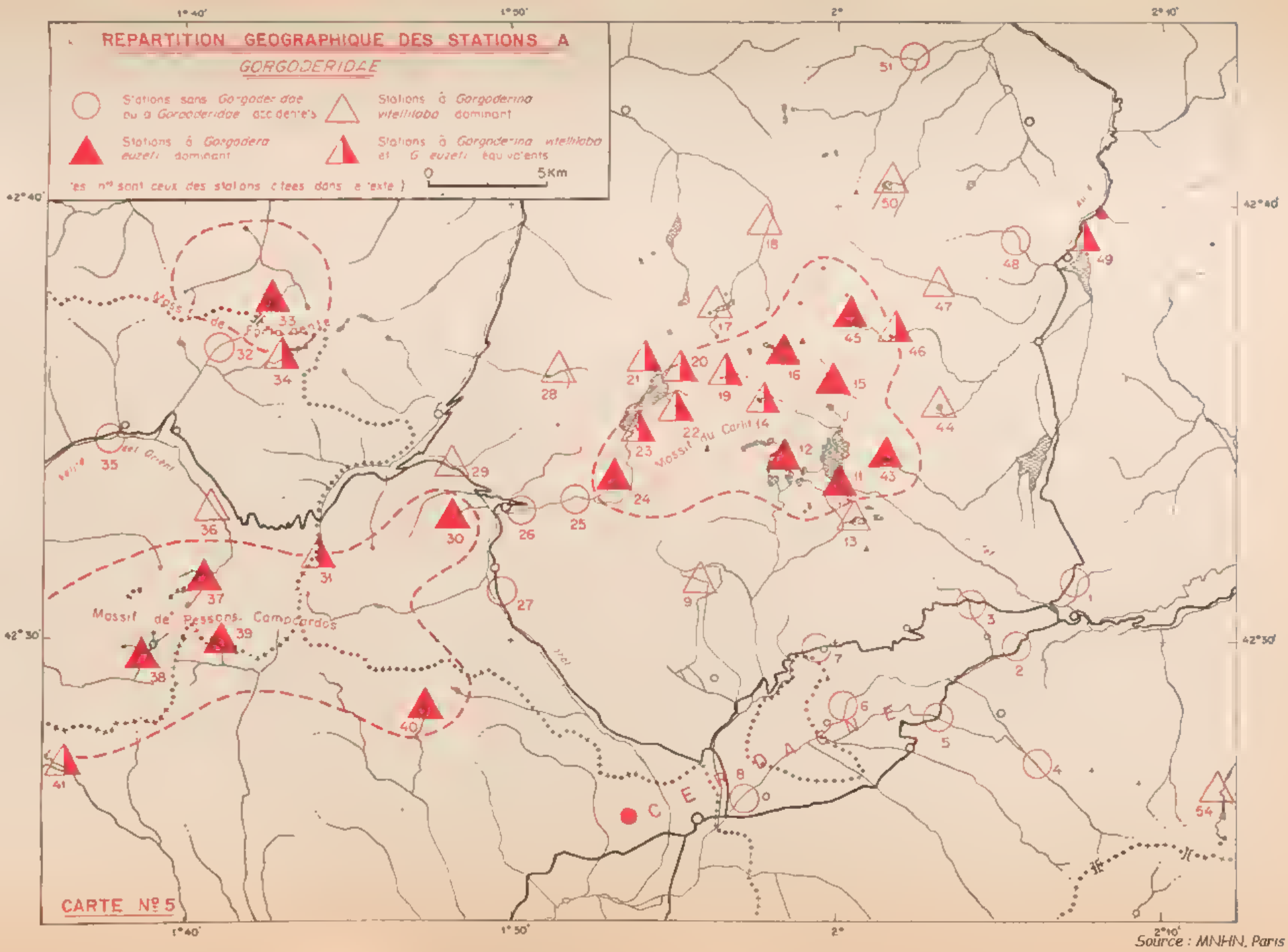
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

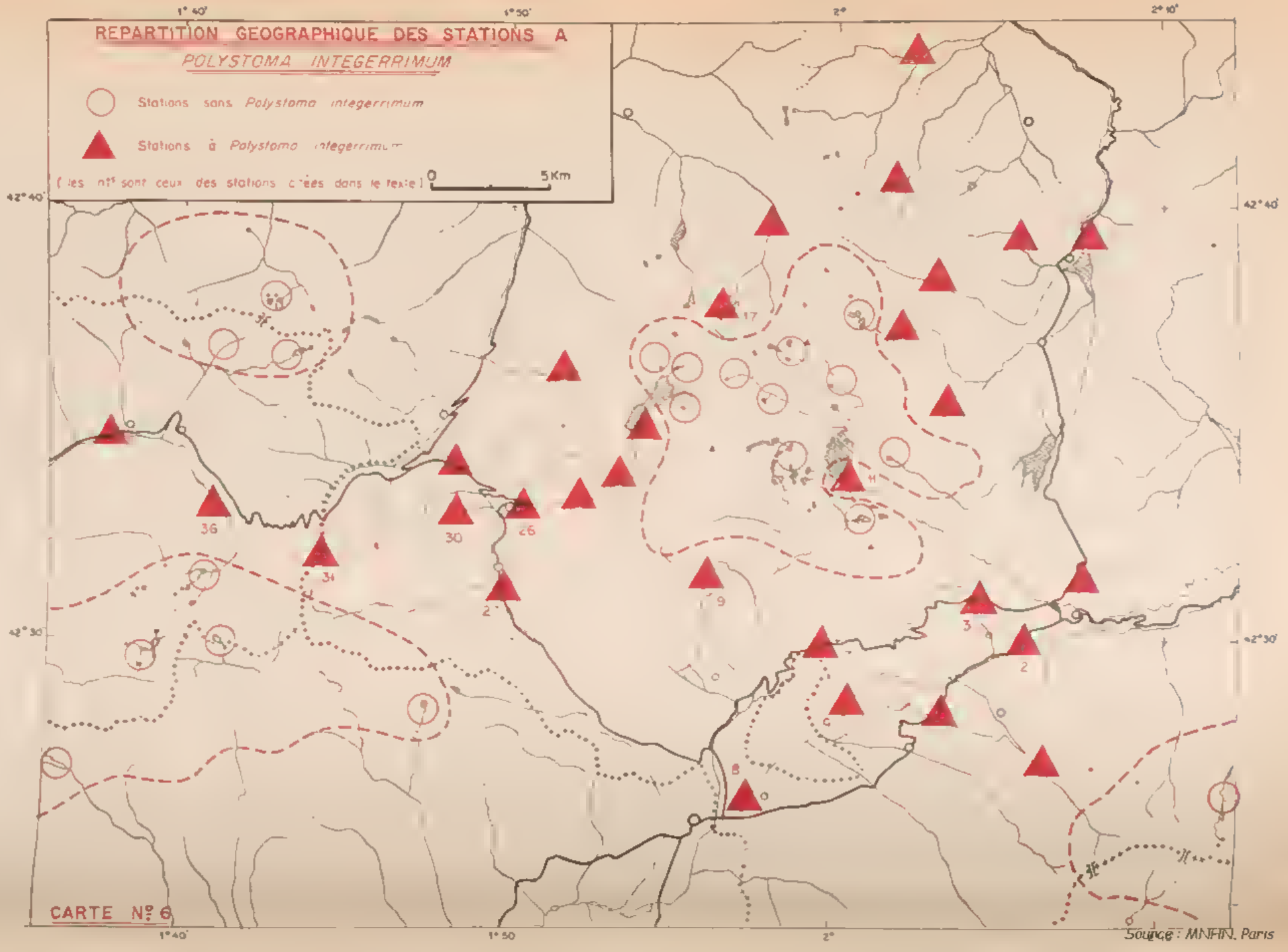
Source . MNHN, Paris

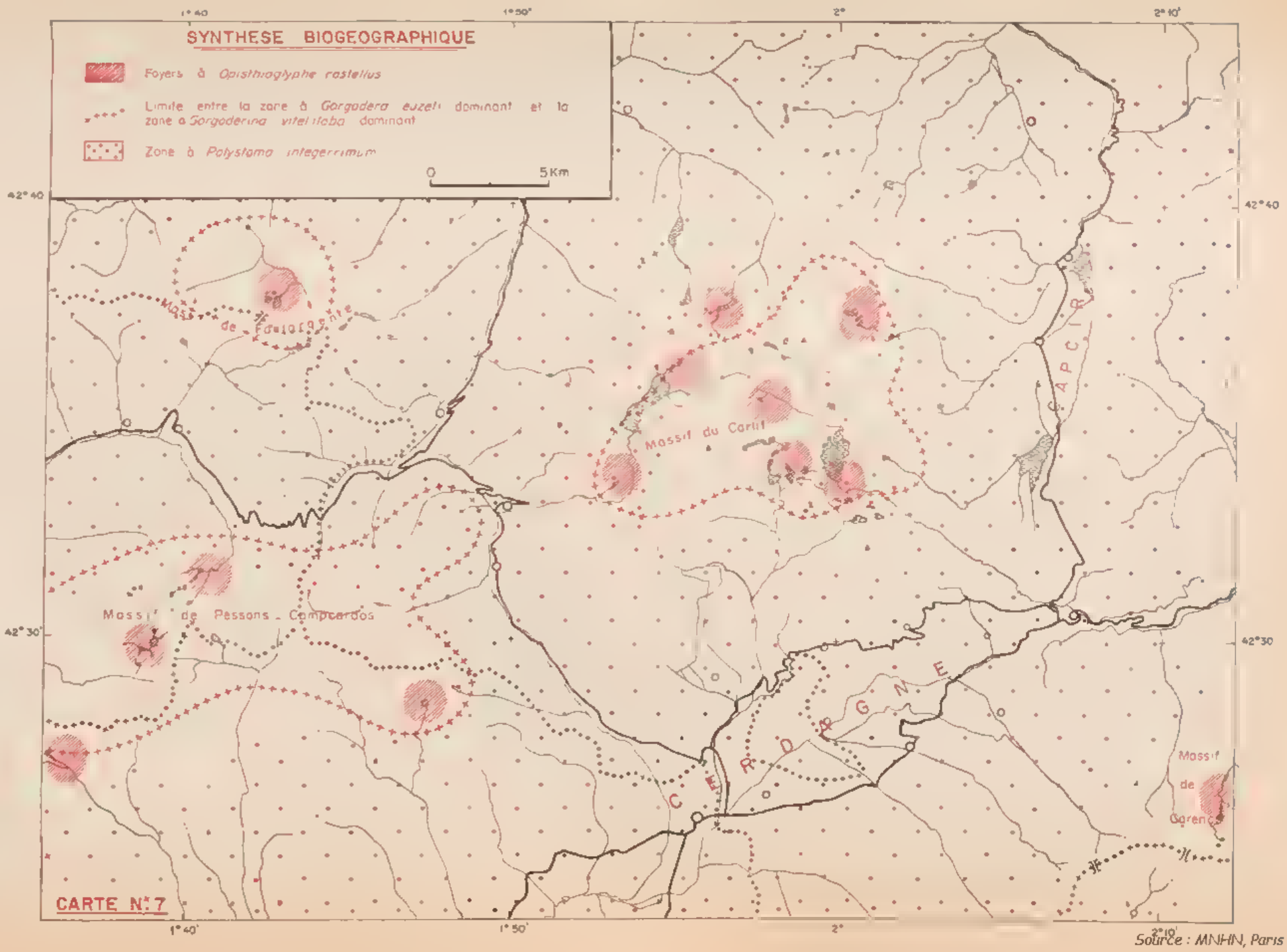

REPARTITION GEOGRAPHIQUE DES STATIONS
A OPISTHIOGLYPHE RASTELLUS
Stations à O rastellus absent ou accidentel
Stations où se déroule le cycle d'O rastellus
0
5 Km
les n°s sont ceux des stations citées dans le texte
1° 40'
1° 50'
2°
2° 10'
42° 40'
42° 30'
CARTE Nº 2

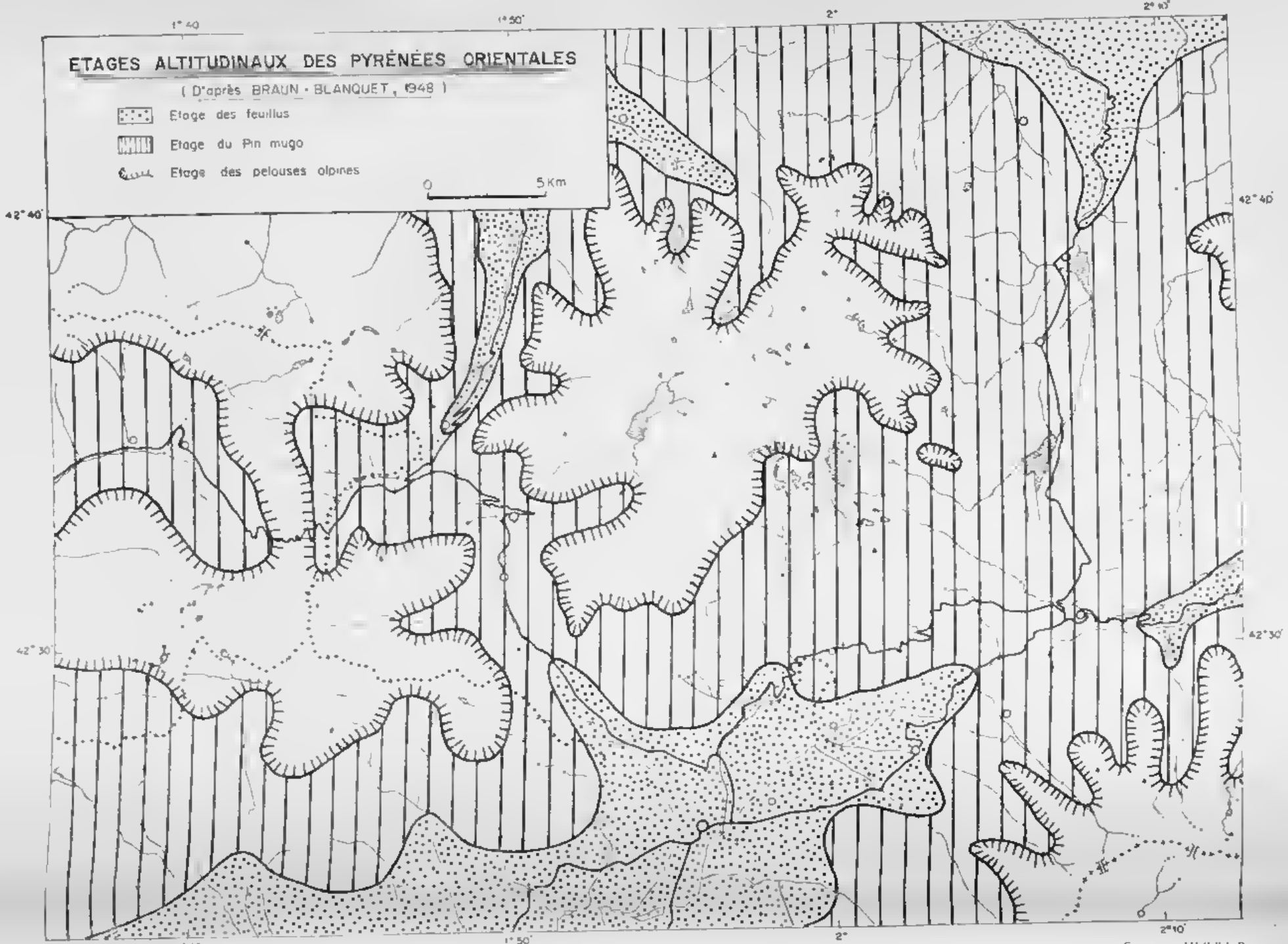

REPARTITION GEOGRAPHIQUE DES STATIONS A
HAPLOMETRA CYLINDRACEA
D
Fréquence : 0 à 10 %
" : 10 à 20 %
" : 20 à 30 %
Fréquence : 30 à 40 %
" : 40 à 50 %
" > 50 %
(les nos sont ceux des stations citées dans le texte)
0
5 Km
1°40'
1°50'
2°
2°10'
42°40'
42°30'
28
20
49
46
8
CARTE Nº 3
Source : MNHN, Paris


REPARTITION GEOGRAPHIQUE DES STATIONS A
HAEMATOLOECHUS PYRENAICUS
Stations à H pyrenaicus absent ou accidentel
Stations à Ancylus fluviatilis mais sans H pyrenaicus
Stations où se deroule le cycle d' Haematoloechus pyrenaicus
(les n°s sont ceux des stations citées dans le texte)
0
5 Km
1° 40'
1° 50
2°
2° 10
42° 40'
42° 30'
42° 46'
42° 30
48
49
46
12
24
30
27
39
40
41
5
CARTE N° 4
Source : MNHN, Paris


REPARTITION GEOGRAPHIQUE DES STATIONS A GORGODERIDAE
Stations sans Gorgoderidae ou à Gorgoderidae accidentels
Stations à Gorgoderina vitelliloba dominant
Stations à Gorgodera euzeti dominant
Stations à Gorgoderina vitelliloba et G. euzeti équivalents
0
5Km
(les n°s sont ceux des stations citées dans le texte)
1°40'
1°50'
2°
2°10'
42°40'
42°30'
Massif de Font-Negre
Massif du Carlit
Massif de Pessons-Campcardos
CARTE Nº 5
Source : MNHN, Paris

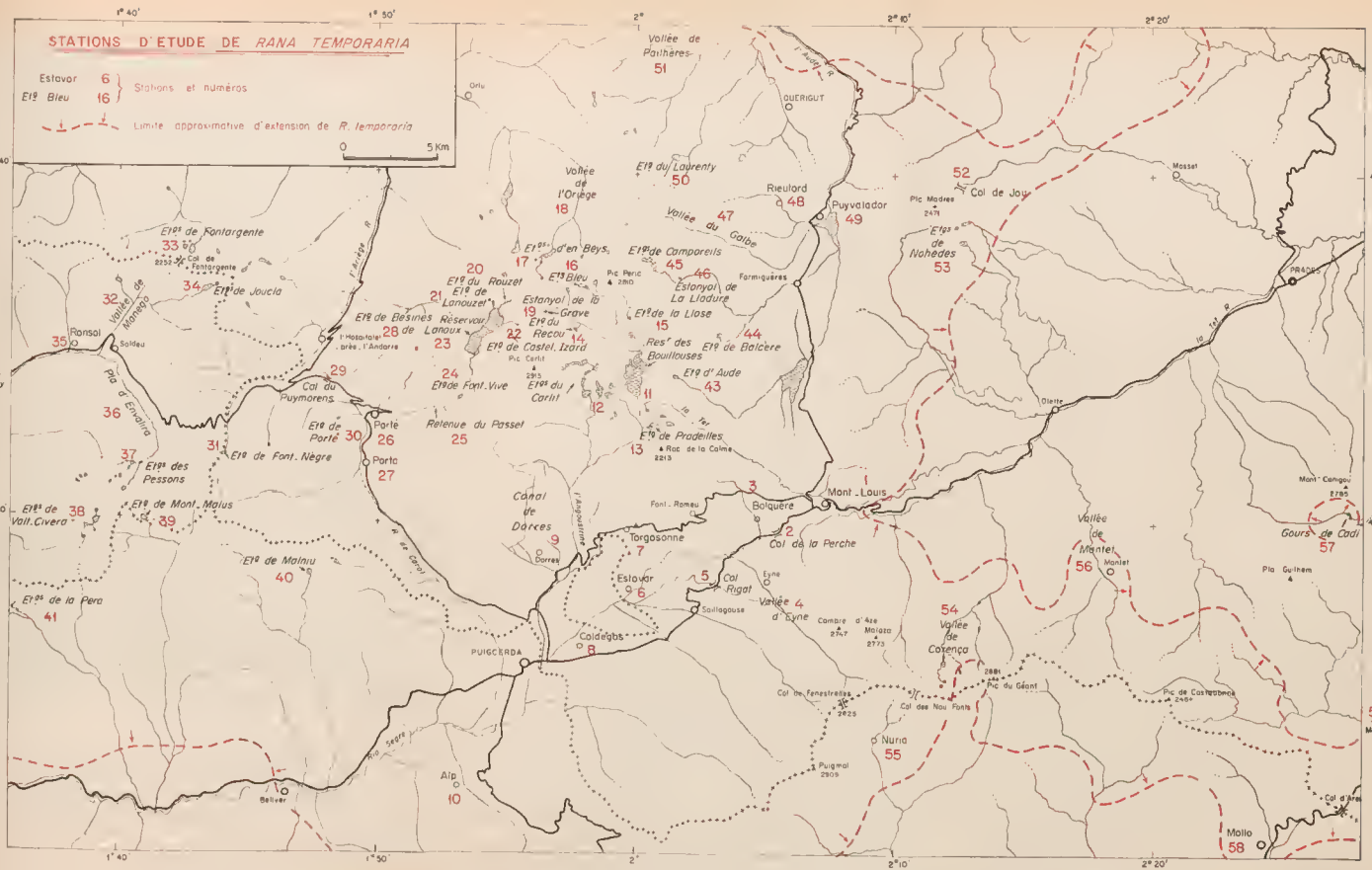

REPARTITION GEOGRAPHIQUE DES STATIONS A
POLYSTOMA INTEGERRIMUM
Stations sans Polystoma integerrimum
Stations à Polystoma integerrimum
(les nbs sont ceux des stations citées dans le texte)
0
5Km
1°40'
1°50'
2°
2°10'
42°40'
42°30'
36
30
26
34
2
17
H
9
3
2
B
G
CARTE N° 6
Source : MNHN, Paris


SYNTHESE BIOGEOGRAPHIQUE
Foyers à Opisthoglyphe rastellus
Limite entre la zone à Gorgadera euzeti dominant et la zone à Gorgoderina vitelliloba dominant
Zone à Polystoma integerrimum
0
5Km
1°40
1°50'
2°
2°10'
42°40
42°30
Massif de Fontargente
Massif du Carlit
CAPCIR
Massif de Pessons - Campcardos
CERDAGNE
Massif de Gorenc
CARTE N°7
Source : MNHN, Paris



CARTE Nº 8

Source : MNHN, Paris


STATIONS D'ETUDE DE RANA TEMPORARIA
Estavar 6
Etg Bleu 16
Stations et numéros
Limite approximative d'extension de R. temporaria
0 5 Km
1° 40'
1° 50'
2°
2° 10'
2° 20'
42° 40'
42° 30'
Vallée de Pailhères 51
Oriu
QUERIGUT
Vallée de l'Oriège 18
Etg du Laurenty 50
Rieulord 48
Puyvalador 49
Col de Jou 52
Mosset
Pic Madres 2471
Etgs de Nohèdes 53
PRADES
Etgs de Fontargente 33
Col de Fontargente 2253
Etg de Joucla 34
Vallée de Mantet
Etgs d'en Beys 17
Etg Bleu 16
Pic Peric 2810
Etg de Camporeils 45
Vallée du Galbe 47
Farmigueres
Etg du Rouzet 20
Etg de Lanouzet 21
Estanyol de la Grave 19
Etg du Recou 22
Etg de Castel. Izard
Pic Carlit 2915
Etg de Font-Vive 24
Etgs du Carlit 12
Estanyol de la Llodure 46
Etg de la Llose 15
Res. des Bouillouses 44
Etg de Balcère 43
Etg d'Aude
Etg de Pradelles 13
Roc de la Calme 2213
Etgs de Besines Réservoir de Lanoux 28
Retenue du Passet 25
Etg de Porté 30
Porta 26
Porta 27
Col du Puymorens 29
Ronsol 35
Soldeu
Etg de Font. Nègre 31
Etgs des Pessons 37
Etgs de Vall. Civera 38
Etg de Mont. Malus 39
Etg de Malniu 40
Etgs de la Pera 41
Canal de Dàrces
Font. Romeu
Bolquère 3
Mont. Louis 1
Col de la Perche 2
Torgosonne 7
Estavar 6
Col Rigat 5
Vallée d'Eyne 4
Eyne
Saillagouse
Coldegbs 8
PUIGCERDA
Alp 10
Bellver
Vallée de Mantet 56
Mantet
Mont-Cengou 2768
Gours de Cadi 57
Pla Guilhem
Vallée de Cotença 54
Cambre d'Aze 2767
Malaza 2773
2881
Pic du Géant
Pic de Costabona 2464
Col de Fenestrelles 2625
Col des Nou Fonts
Nuria 55
Puigmal 2909
59 Mont. Capel
Col d'Aras
Mollo 58
Olette
Source : MNHN, Paris

CARTE Nº 9

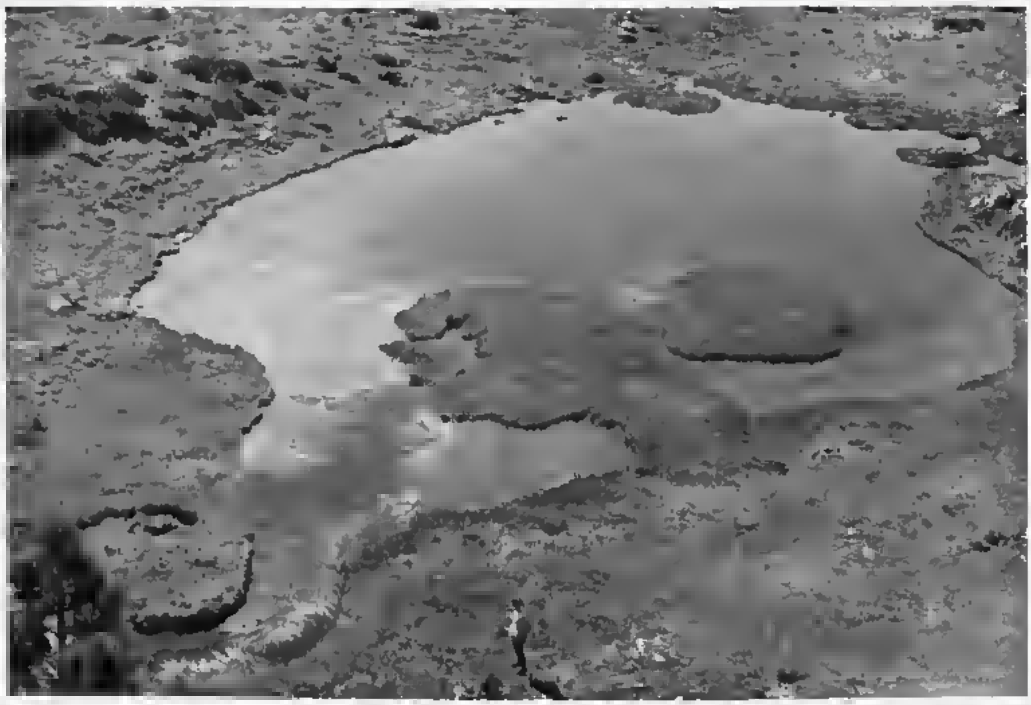


PLANCHE I

Biotopes pyrénéens typiques à *Rana temporaria*

En haut : les Cours de Cauli (station n° 57) dans le massif du Canigou, formés d'un groupe de petits étangs à 2.200 mètres d'altitude, très riches en végétation (*Sparganium*). Les Grenouilles rousses y constituent une population isolée mais très abondante. Les Mollusques présents sont : *Pisidium casertanum*, *P. hibernicum*, *P. lilly eborgii*.

En bas : le torrent de Las Encantades (station n° 23) dans le massif du Carlit, au voisinage immédiat du réservoir du Lanoux. Les Grenouilles rousses sont nombreuses sur les bords des torrents pendant la période estivale de dispersion; au moment de la reproduction, elles sont rassemblées dans les biotopes de ponte (eaux calmes des zones utterries).

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE II

Cirque des Pessons et Pla d'Envalira

En haut : vue d'ensemble du cirque des Pessons. Au-dessus de la forêt (à la croisée des deux flèches noires) se trouvent les lacs des Pessons (station n° 37). La forêt (au centre) recouvre un verrou glaciaire à forte pente de 200 mètres de dénivellation, qui précède une zone dénudée à faible pente (pla d'Envalira). La station 36 est située tout à fait en bas à droite du cliché.

En bas : vue rapprochée du Pla d'Envalira (station n° 36) au moment de la reproduction des grenouilles. Dans une zone alterée située au voisinage du torrent apparaissent d'anciens méandres à eau calme: les grenouilles, qui ont hiberné sous les berges du torrent, s'accouplent (pour la plupart) puis franchissent l'espace recouvert de neige pour venir pondre dans les méandres.

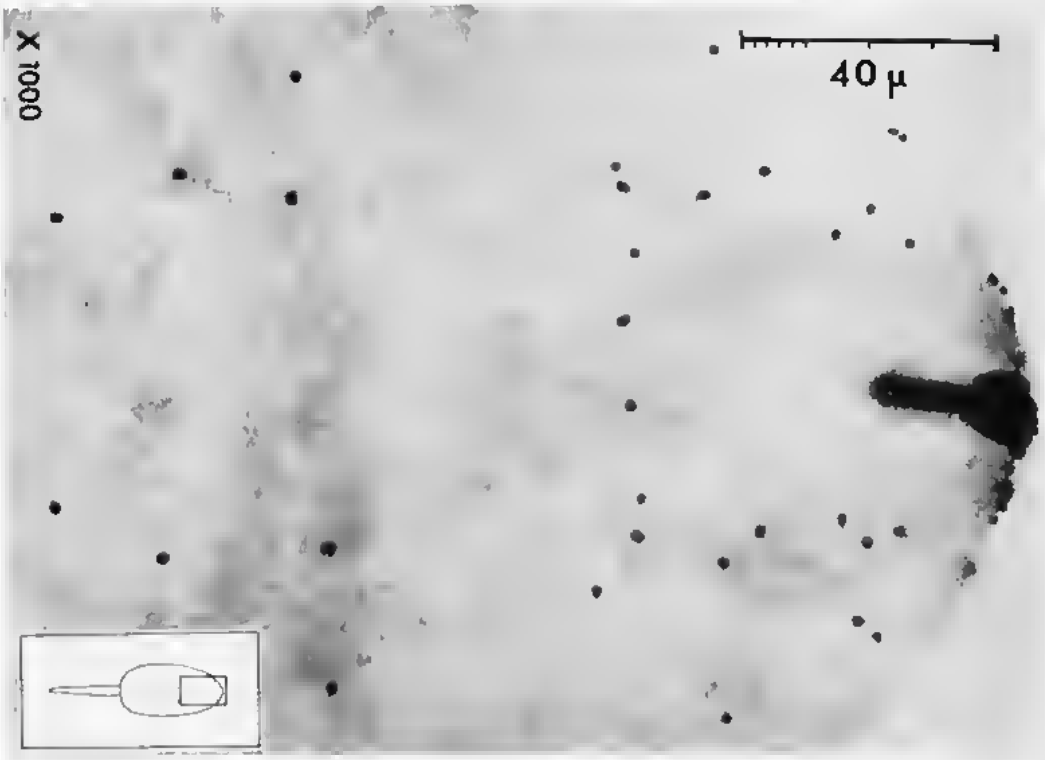
Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

Biotopes à *Pelobates cultripes* et *Hyla meridionalis*

En haut : Mare de Saint-Estève (Pyrénées-Orientales) au mois d'avril.
En bas : Mare de San Clemente (Espagne) au mois d'avril.

Source : MNHN, Paris



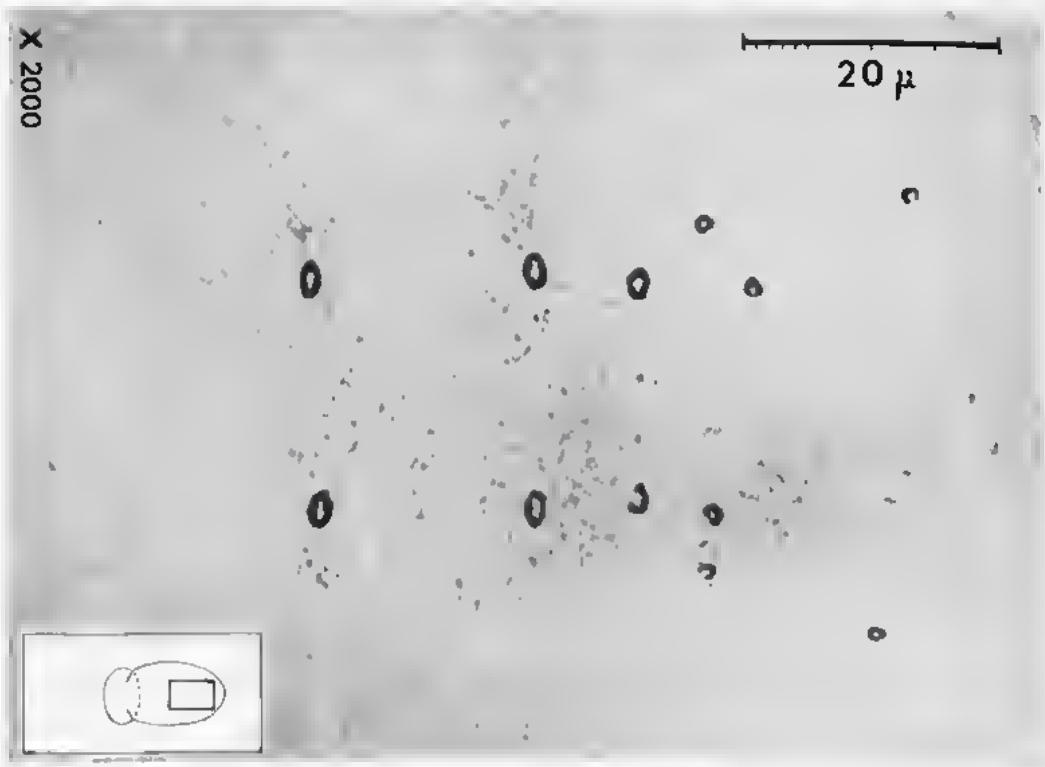
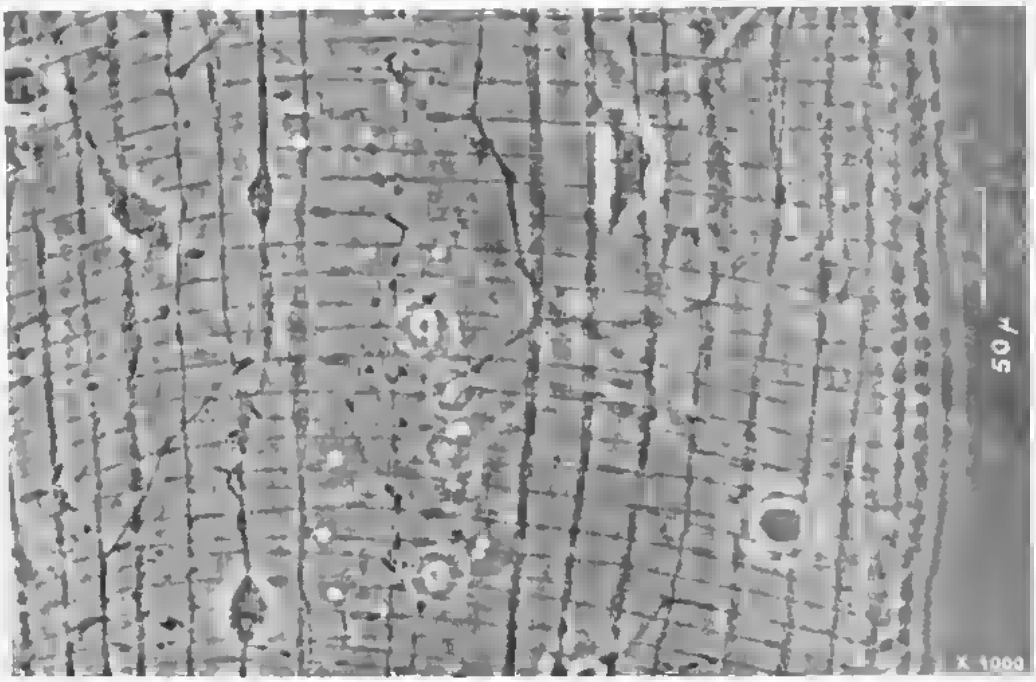


PLANCHE IV

Dispositif des sensilles sur une cercaire de Digenea et une larve gyrodactyloïde de Monogenea

En haut : face dorsale (partie antérieure) de la cercaire de *Opisthioglyphe rastellus* (Digenea).
En bas : face dorsale (partie antérieure) de la larve gyrodactyloïde de *Polystoma integerrimum* (Monogenea).

Source : MNHN, Paris



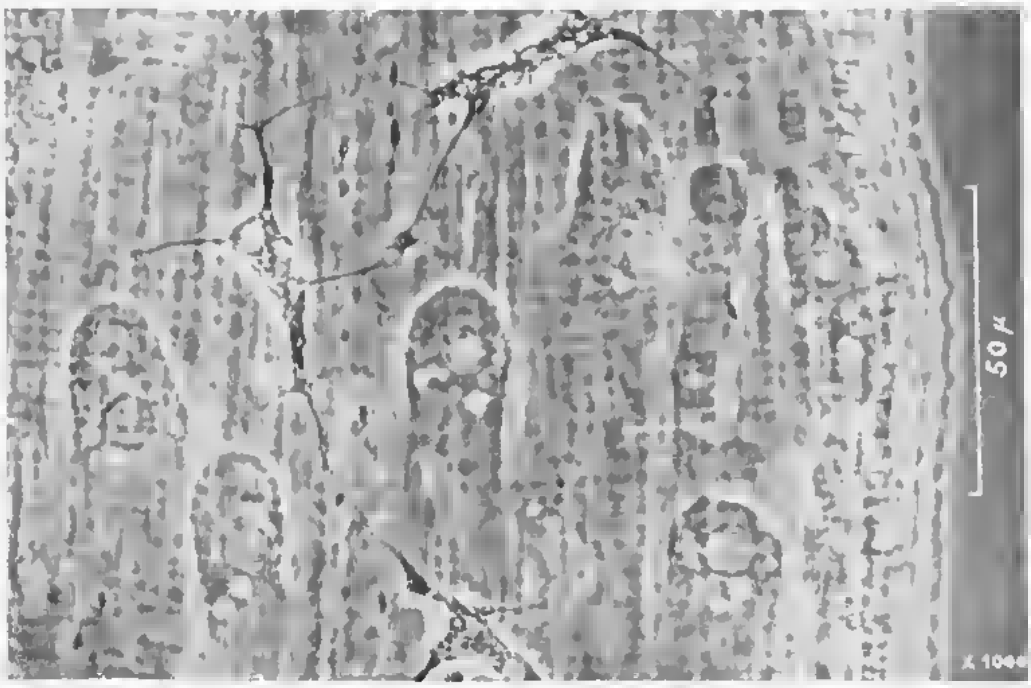


PLANCHE V

Cercaires de *Gorgoderidae* (photographies prises sur le vivant, au microscope à contraste de phase)

En haut : fragment de la queue d'une cercaire de *Gorgodera cuneti* ; la mise au point est faite sur le réseau superficiel de fibrilles musculaires.

En bas : fragment de la queue d'une cercaire de *Gorgoderina vitelliloba* ; la mise au point est faite sur le réseau des cellules étoilées.

7 554024 G. 14 A

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VI

Comparaison de deux biotopes différant par la présence de *Radix limosa* var. *glacialis*

En haut : lac des Pessons (station n° 37), biotope à *R. limosa glacialis*. Le lac, situé à 2.307 mètres d'altitude, est riche en végétation (*Ranunculus aquatilis, Carex, Sparganium*). Il abrite (par ordre d'abondance) *Pisidium lilljeborgii, P. casertanum, P. milium, P. subtruncatum, P. nitidum, P. hibernicum.*

En bas : lac de l'ont-Nègre (station n° 31), biotope dépourvu de *R. limosa glacialis*. Le lac, situé à 2.290 mètres d'altitude, est extrêmement pauvre en végétation aquatique. Il nous a livré *P. casertanum.*

Source : MNHN, Paris

PLANCHE VII

Types de biotopes différant de manière constante par leur faune de Pisidies

En haut : bord de lac (ici, étang des Freg, station n° 17) : la vase abrite fréquemment plusieurs espèces de *Pisidium*, ici (par ordre d'abondance) *P. casertanum*, *P. lilljeborgii*, *P. hibernicum*.

En bas : pozzine (ici à la station n° 20), : la vase n'abrite jamais que *P. casertanum*, généralement en grande quantité; cette pozzine nous a également livré, dans la mousse des berges, *Galba truncatula*.

Source : MNHN, Paris

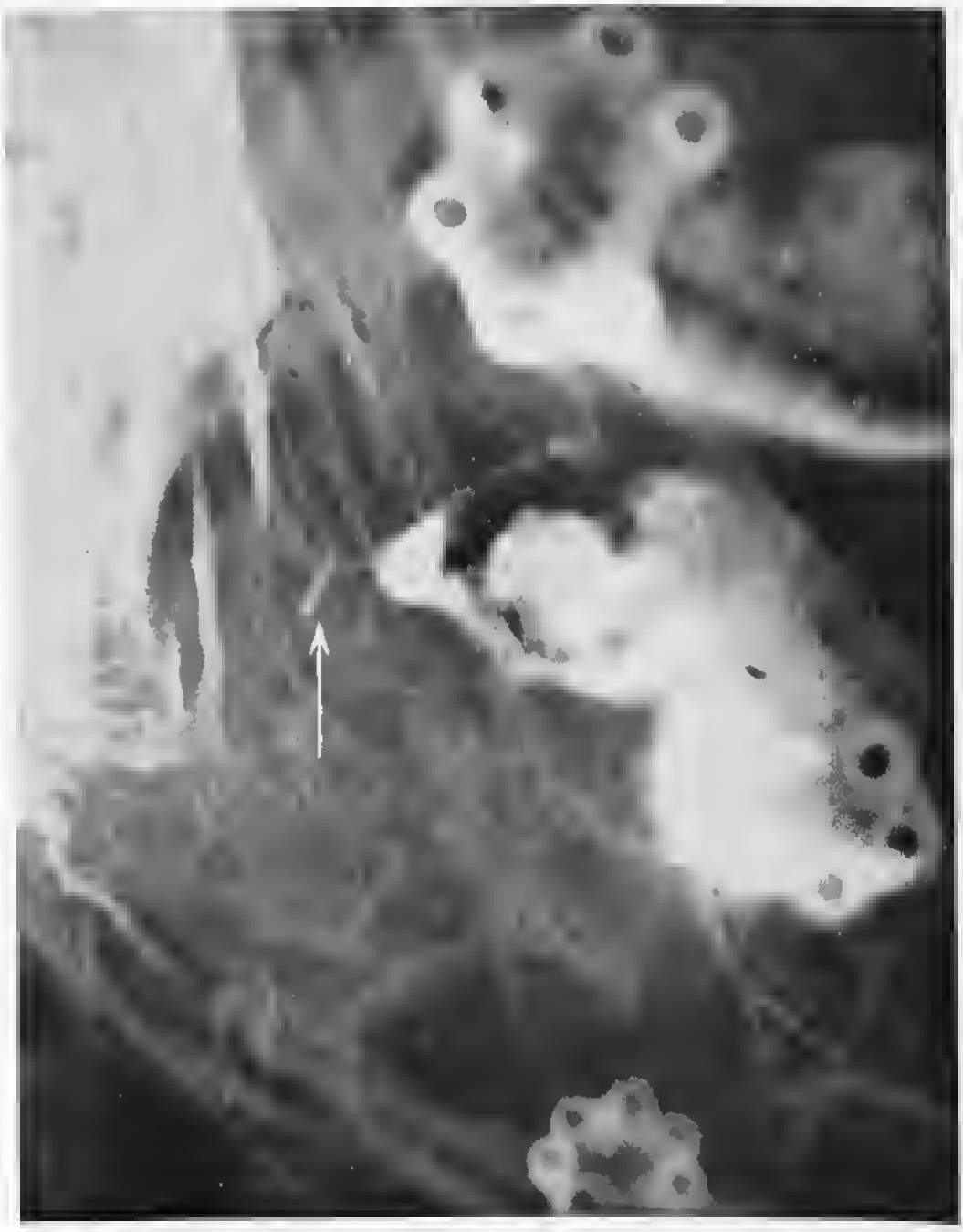


PLANCHE VIII

Polystoma pelobatis

Larve du cycle interne (embryonnée dans l'utérus de l'un des Polystomes et éclose sur place) et Polystomes de différentes tailles dans la vessie d'un même Pélobate. La photographie est prise sur le vivant, à travers la paroi de l'organe. La larve, récemment éclose et dont on distingue bien le hapteur, est désignée par une flèche.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IX

Mare de Porté (station n° 26)

En haut : partie ouest, ensoleillée; voir enregistrement thermique figure 31.
En bas : partie est, à l'ombre; voir enregistrement thermique figure 30.
A droite : rassemblement des têtards dans les zones chaudes.

BIBL DU MUSEUM D HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

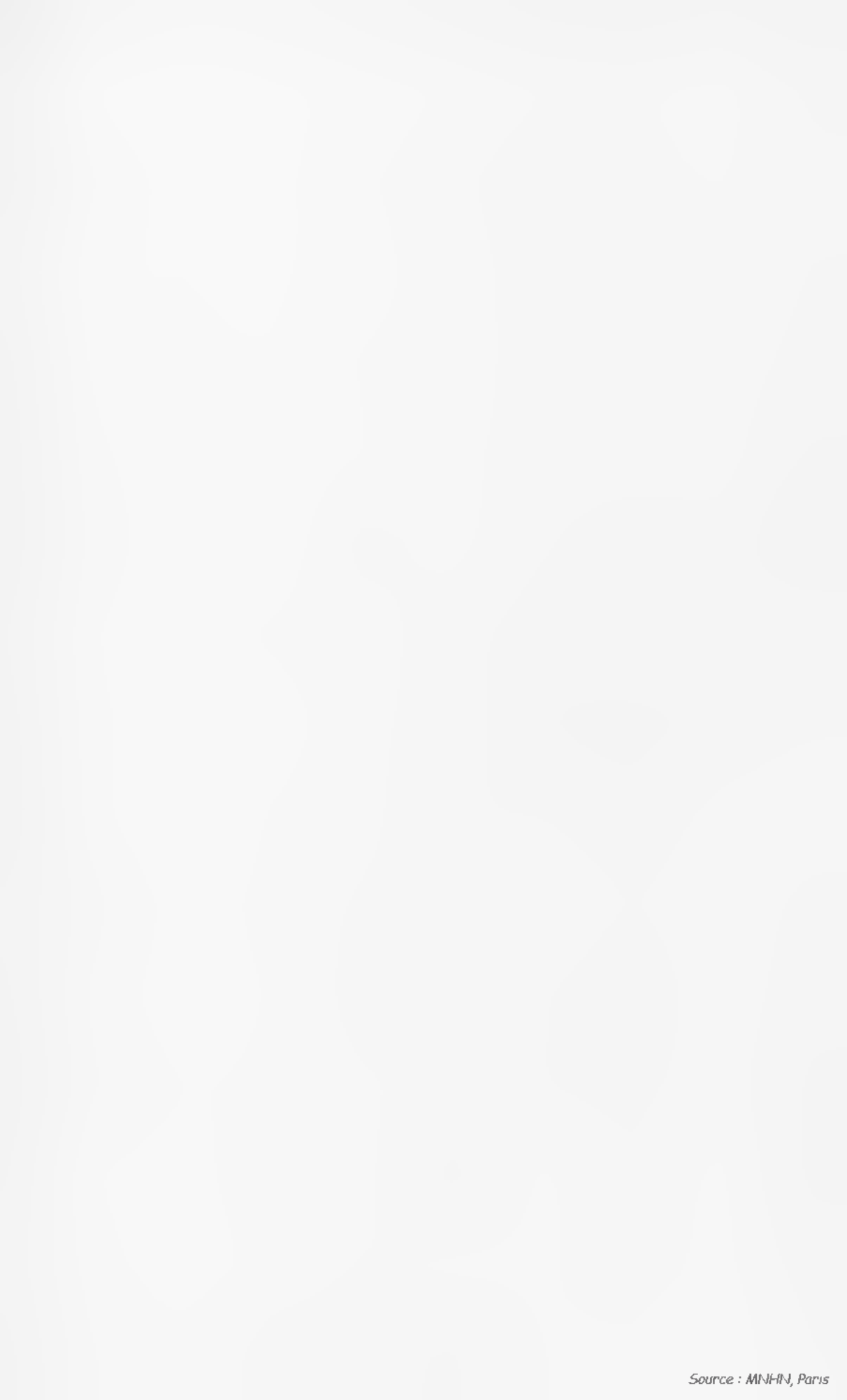
PLANCHE X

Mare de Porta (station n° 27)

En haut : partie sud, ensoleillée.
En bas : partie nord, à l'ombre.

BIBL DU MUSEUM D'HIST. N.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris